JANET, Charles

Le VOLVOX

1912

LIMOGES
DUCOURTIEUX ET GOUT
Imprimeurs

F. 31

QL
368
J 24

MBL/WHOI
0 0301 0015839 0

Charles JANET

LE VOLVOX

LIMOGES
IMPRIMERIE-LIBRAIRIE DUCOURTIEUX ET GOUT
7, RUE DES ARÈNES, 7

1912

LE VOLVOX

Utilité de la connaissance du Volvox dans l'étude de la phylogénèse animale

L'objet d'un prochain travail sera l'exposé de la façon dont la phylogénèse du Protentomon ou forme ancestrale primitive de l'Insecte me paraît pouvoir être conçue.

L'ontostade blastula, si constant dans toutes les ontogénèses animales actuelles, est certainement représentatif d'un phylostade blastéa; mais ce dernier ne paraît plus être représenté bien nettement dans la faune de l'époque actuelle.

La blastéa animale était un individu libre, provenant d'une colonie sphérique de Flagellates zoïques, colonie qui, par suite des avantages qui en étaient résultés pour elle, s'était définitivement affranchie de la nécessité de se dissocier, à un certain moment, en ses plastides constituants.

En même temps que les Flagellates zoïques formaient la zooblastéa, origine du phylum animal, les Flagellates phytiques formaient, à côté de la phytothallea qui a été l'origine du phylum végétal, une phytoblastéa qui, elle, au lieu d'évoluer ultérieurement, a conservé intacte, jusqu'à l'époque actuelle, sous la forme du Volvox, sa constitution initiale.

Il est certain qu'il y a une très grande ressemblance morphologique entre la zooblastéa, maintenant inaccessible à nos investigations et la phytoblastéa, dont l'organisation est si bien conservée dans la sphère volvocéenne. Cela résulte de ce que la phytoblastéa et la zooblastéa sont des combinaisons analogues de plastides et de ce que ces plastides diffèrent peu. Ainsi que le prouve l'étude des Flagellates actuels, le Phytoflagellate a, en effet, malgré l'acquisition progressive du mode de nutrition phy-

1 9 4 4 1

tique, conservé presque intégralement tous les caractères du Zooflagellate dont il dérive.

Ne pouvant étudier, sous une forme représentative actuelle, la zooblastéa qui constitue certainement l'un des stades les plus importants du phylum animal, nous sommes amenés à étudier, avec quelques détails, la phytoblastéa si bien représentée par le Volvox.

ETHOLOGIE

Habitat

Le genre Volvox est un genre cosmopolite, habitant l'eau douce. On le rencontre dans les marais, dans les tourbières, dans les mares des forêts, dans les fossés de drainage, dans les bassins des jardins botaniques, dans les fosses de rouissage du chanvre.

Il est parfois abondant dans les eaux où prospèrent la Glyceria fluitans et l'Hypnum fluitans.

Klein (1890, p.94) a fait de nombreuses et abondantes récoltes dans les fosses de rouissage du chanvre de la région de Fribourg-en-Brisgau. Ces fosses sont des excavations artificielles, de 1 mètre à 1 mètre 50 de profondeur et de 4 à 5 mètres de côté, groupées, parfois jusqu'à une trentaine, au voisinage d'un petit cours d'eau ne tarissant jamais et avec lequel elles sont mises, de temps à autre, en communication. Leur faune et leur flore, variables suivant les circonstances, sont extrêmement riches. Les Volvox ne s'y rencontrent guère que par individus isolés, tant que les fosses sont garnies de chanvre, mais, après l'enlèvement de ce dernier, ils deviennent très nombreux.

Les Volvox que j'ai observés personnellement proviennent tous des mares de la forêt de Fontainebleau.

Présence d'une seule ou présence simultanée des deux espèces : Volvox aureus et Volvox globator. — Klein a trouvé, du commencement du printemps à la fin de l'automne, dans des localités distinctes, des peuplades tout à fait pures de Volvox aureus ou

de Volvox globator; mais il est fréquent de rencontrer simultanément les deux espèces.

Dans ce dernier cas, le Volvox aureus est souvent plus abondant que le Volvox globator; ce rapport est susceptible, toutefois, de s'inverser en un court espace de temps.

Dans un aquain où les Volvox aureus étaient très abondants et les Volvox globator rares, Klein (1890, p.91) a constaté, au commencement de juin, que les Volvox globator étaient devenus les plus nombreux et que, à partir de juillet, ils n'étaient plus accompagnés que d'un petit nombre d'individus asexués du Volvox aureus.

En tous cas, lorsque les deux espèces sont en présence, il y en a toujours une qui se multiplie d'une façon prépondérante. Cela résulte de ce que les conditions extérieures optima diffèrent quelque peu pour chacune d'elles et que des conditions semblables produisent sur elles des effets sensiblement différents. Il est d'ailleurs vraisemblable que l'abondance prépondérante de l'une des deux espèces détermine des conditions défavorables pour l'autre.

Sensibilité aux conditions du milieu

Le Volvox est très sensible aux conditions du milieu extérieur. Le beau temps et la chaleur favorisent considérablement son développement. Le mauvais temps lui est très nuisible.

La variabilité de la constitution du cycle annuel montre bien à quel point ce serait faire une abstraction pouvant conduire à des conclusions erronées que d'étudier une espèce sans tenir suffisamment compte des circonstances du milieu où elle vit.

Variabilité de la densité des populations. — Ainsi qu'on peut le constater en visitant fréquemment, pendant plusieurs années consécutives, des aquains propices au développement des Volvox, le nombre des individus y est extrêmement variable.

La densité de la population volvocéenne varie, en effet, considérablement : avec la nature de l'eau d'apport, avec les substances en dissolution, avec les matériaux en suspension, avec la saison, avec les conditions atmosphériques, avec la nature de la flore et, dans une très large mesure, avec l'importance de la faune ennemie.

Un emplacement, très riche une année, peut, l'année suivante, à la même date, ne donner que des récoltes faibles ou nulles.

La densité d'une population s'accroît considérablement à la suite de la multiplication par bourgeons. Elle subit, au contraire, une diminution plus ou moins considérable, tout au moins momentanée, dès que les conditions ambiantes déterminent l'apparition des individus gamétigènes, parce que les œufs résultant de la gamie ne peuvent pas se développer pendant le restant de la belle saison, mais seulement à la suite de l'hivernage.

Toute population dans laquelle les circonstances produisent l'arrêt définitif de la formation des bourgeons s'éteint complètement, même si la belle saison est peu avancée, pour ne reparaître qu'au printemps suivant, à moins qu'après un retour de conditions favorables il n'y ait, par exemple par des Oiseaux, apport accidentel d'œufs provenant d'un aquain plus ou moins desséché où ils n'ont pas encore pu se développer depuis le commencement de la belle saison.

Ennemis

Les Volvox sont détruits en grande quantité par les Mollusques, par les Têtards qui, pendant les premiers temps de leur existence, ne s'alimentent que de nourriture végétale et, surtout, par les petits Crustacés. Ces derniers ne dévorent pas seulement les adultes mais aussi les œufs enkystés, qu'ils savent rompre, et dont ils ne laissent que les enveloppes. (Klein, 1889, p.136 et 171; Overton).

TECHNIQUE

Récolte

Les récoltes se font au moyen d'une petite poche conique, de 10 centimètres de diamètre et de 15 à 20 centimètres de profondeur, cousue sur un cercle de fil de fer galvanisé. Ce cercle est fermé par torsion et attaché au bout d'une baguette de la longueur des manches de filets à papillons. La poche doit être faite en tissu blanc, bien perméable, mais cependant assez serré.

La récolte s'étant rassemblée dans le fond étroit de la poche, on retourne cette dernière et on fait plonger son extrémité dans des tubes en verre, préalablement remplis d'eau.

Ces tubes sont placés dans le laboratoire de manière à n'être éclairés que d'un côté. Les Volvox se portent de ce côté et, si la récolte a été abondante, ils peuvent être capturés, par centaines, au moyen d'une pipette.

Conservation des individus vivants

Les Volvox étant des êtres très sensibles aux conditions physiologiques défectueuses, surtout pendant les chaleurs de l'été, les récoltes ne doivent pas rester longtemps dans des flacons bouchés, et les matériaux ne doivent pas être mis en grande quantité dans un trop faible volume d'eau.

Les Volvox conservés dans de petits récipients et dans une salle fermée et chauffée périssent, en général, très rapidement. Du milieu d'octobre au milieu de novembre, on peut, dans une salle dont les fenêtres restent ouvertes nuit et jour, les conserver vivants, pendant deux ou trois semaines, même dans des récipients étroits.

Malgré les plus grandes précautions, les individus qui sont encore bien mobiles et bien sensibles à la lumière lorsqu'on les installe dans le laboratoire, montrent, au bout de très peu de temps, d'assez grands changements. Les plastides se gonflent et s'arrondissent, les chlorophylloplastes se déforment, les plasmonèmes s'étirent, puis se rompent, et les bourgeons entrent en dégénérescence. De grosses vacuoles apparaissent dans le protoplasme des plastides somatiques, dans celui des cladogonidies et, surtout, dans celui des oosphères. Les vacuoles des oosphères figurées par Cohn (1875, fig.1, b) ont probablement une telle origine pathologique (Klein, 1889[2], p.45; 1890, p.37).

Examen des individus vivants

Pour examiner les Volvox à l'état vivant, on dépose la petite quantité d'eau qui les contient sur un porte-objet et l'on enlève l'excédent d'eau au papier buvard, du côté abandonné par les Volvox, jusqu'à ce que les individus arrivent à se toucher les uns les autres. Puis, après avoir placé une lamelle couvre-objet soutenue par trois petits morceaux de lamelle brisée, d'épaisseur

suffisante, ou, mieux, par trois minuscules fragments d'une substance molle dont l'épaisseur peut être réglée par de légère pressions, on examine méthodiquement la préparation, à un faible grossissement. On reconnaît ainsi dans quelle proportion les deux espèces, aureus et globator, peuvent y être représentées et l'on peut observer les individus que la nature de leur gonidium ou diverses particularités rendent les plus intéressants.

Préparations fixées

Les Volvox peuvent être fixés par le procédé, si fréquemment employé pour les Flagellates, qui consiste à les exposer à la vapeur d'acide osmique.

Arthur Meyer (1896 p. 195) recommande les trois fixateurs suivants :

1° L'acide osmique à 1 pour cent, agissant pendant une heure. C'est le fixateur à mettre en première ligne. Il donne une bonne fixation des filament protoplasmiques interplastidiens du Volvox aureus.

2° La solution de 3 parties d'iode et de 3 parties d'iodure de potassium dans 20 parties d'eau, solution qui donne, en 12 heures, une belle et complète fixation du plastide, filaments interplastidiens compris.

3° La solution saturée d'acide picrique, qui fixe assez bien. Les flagellums y restent colorables par l'hématoxyline et, mieux encore, par la picronigrosine (Overton, 1889, p.10).

Le montage peut-être fait à la glycérine gélatinée.

PHYLOGÉNÈSE

Origine des Métabiontes

Les Biontes ou Etres vivants se groupent en deux catégories :

1° Les Protobiontes (Protozoaires et Protophytes) chez qui les individus sont monoplastidiens,

2° Les Métabiontes (Métazoaires et Métaphytes) chez qui les individus sont polyplastidiens.

Le phylum des Métazoaires, le phylum des Métaphytes, le phylum végétal, accessoire, du Volvox, dérivent, tous les trois, de Protozoaires du type Flagellate. Ces Flagellates, primitivement libres pendant toute la durée de leur existence, se multipliaient, comme les Flagellates actuels, par une série continue de bipartitions égales. Dans la succession de ces bipartitions s'intercalaient, plus ou moins fréquemment :

1° La conjugaison, processus de régénération de l'organisation plastidienne;

2° L'enkystement, processus de protection contre les circonstances momentanément défavorables;

3° La sporulation, processus de dissémination consistant en une série de bipartitions qui diffèrent des bipartitions normales par leur localisation dans une enveloppe kystique, par leur rapidité et par la petitesse des individus produits, petitesse qui résulte simplement de ce que les bipartitions ne sont pas suivies de périodes d'accroissement.

Origine des Métazoaires

Le phylum des Métazoaires dérive de Flagellates monoplastidiens ayant conservé le mode d'alimentation zoïque, mode primitif, caractérisé par ce fait que, en outre de processus osmotiques, il comprend la capture, l'ingestion et la digestion intraplastidienne de particules nutritives solides et le rejet des parties non digérables de ces dernières.

Ces Flagellates monoplastidiens zoïques ont donné des associations coloniales qui, par suite des avantages qui en résultèrent pour eux, dans certaines circonstances, ont acquis la faculté de ne plus libérer leurs plastides constitutifs. De colonies, ces associations sont devenues des individus métazoaires simples. Ces individus métazoaires simples ont, à leur tour, donné des colonies qui sont devenues des individus métazoaires composés.

Les Flagellates zoïques libres, les colonies qu'ils ont formées, les individus simples produits par ces colonies, les colonies formées par ces individus simples, les individus composés que ces colonies ont donné en perdant la faculté de libérer les individus simples qui les constituaient, ont fourni la série des stades phylogénétiques suivants :

1° Le stade *cyléa* (Flagellate monoplastidien).

2° Le stade *blastéa* (individu consistant en une sphère creuse à une assise de plastides.

3° Le stade *dépéa* (individu consistant en une blastéa dont une calotte polaire est devenue une aire spécialisée aux fonctions trophiques).

4° Le stade *gastréa* (individu consistant en une depéa dont l'aire trophique s'est invaginée en un archentéron qui demeure en communication avec le milieu extérieur par l'orifice d'invagination appelé blastopore);

5° Le stade *siphonéa* (individu dont le blastopore s'est successivement allongé, étranglé et, par soudure de sa région moyenne, dédoublé en un archistoma et un archiproctum et dont, par suite, l'archentéron, de sacciforme, est devenu tubulaire).

6° Le stade *polysiphonéa* (individu métazoaire composé, formé d'un groupe de siphonéas, groupe qui est antimérisé chez l'Echinoderme et métamérisé chez l'Annélide, l'Arthropode et le Vertébré).

Un véritable stade massif (moréa) n'existe pas. Si un tel stade semble être représenté (morula) dans une ontogénèse, il s'agit, en réalité, d'une blastula cénogénétiquement déformée.

Origine des Métaphytes

Le phylum des Métaphytes proprement dits dérive de Flagellates monoplastidiens qui ont complètement perdu le mode d'ali-

mentation zoïque, après avoir acquis le mode d'alimentation phytique, mode qui est caractérisé par la fonction chlorophyllienne.

Par le Flagellate phytique dont il provient, le phylum du Métaphyte est un rameau latéral précoce du phylum du Métazoaire.

Les Flagellates monoplastidiens phytiques ont donné des associations coloniales qui, par suite des avantages en résultant pour elles, ont acquis la faculté de ne plus libérer leurs plastides constitutifs.

De colonies, ces associations sont devenues des individus métaphytes simples.

Les Flagellates phytiques libres, les colonies qu'ils ont formées, les individus simples produits par ces colonies et, enfin, les groupements de ces individus simples en individus composés ont fourni la série suivante de stades phylogénétiques :

1° Le stade *cyléa* (Flagellate monoplastidien);

2° Le stade *mémaléa* (individu consistant en une file linéaire de plastides);

3° Le stade *plakéa* (individu consistant en une lame formée d'une seule assise de plastides);

4° Le stade *thalléa* (individu consistant en une masse formée de plusieurs assises de plastides, mais constituant un seul méride, c'est-à-dire un individu polyplastidien simple);

5° Le stade *polythalléa* (individu dont le thalle doit être considéré comme formé de plusieurs mérides. Un méride initial donne des plastides initiaux de nouveaux mérides qui en produisent de nouveaux à leur tour. Il en résulte un individu polymérisé);

6° Le stade *polyphylladéa* (individu polymérisé dont chaque méride a accru la surface qui le met en rapport avec le milieu extérieur par la production d'une expansion aplatie appelée feuille).

Origine du Volvox

Le phylum du Volvox doit être séparé du phylum des Métaphytes, dont il diffère considérablement.

On peut se représenter, de la façon suivante, le mode d'apparition phylogénétique du Volvox :

Des Phytoflagellates se multipliant, comme tous les Flagellates, par bipartition de l'individu en deux nouveaux individus et se trouvant dans des conditions telles qu'ils n'avaient pas besoin de se disséminer pour chercher leur nourriture, ont d'abord acquis la faculté de ne pas se séparer immédiatement à la suite de leurs bipartitions. Ils ont ainsi formé des colonies tabulaires *(plakéa)*.

Non seulement ils sont demeurés groupés les uns auprès des autres, mais ils ont conservé, pendant un certain temps, les dernières liaisons protoplasmiques dont la rupture précoce amenait, jusqu'alors, la séparation des individus.

Par suite des avantages qui, dans les circonstances rencontrées, résultèrent du groupement colonial perfectionné par la coordination physiologique produite par les liaisons protoplasmiques, ce groupement et ces liaisons sont devenus permanents. D'individus, les Flagellates sont devenus des plastides constitutifs d'une association définitive, et la colonie est devenue un individu.

Ensuite, l'individu tabulaire s'est incurvé en une calotte sphérique, puis en une sphère creuse *(phialéa)* pourvue d'un orifice, le phialopore. Finalement, par la fermeture du phialopore, la *phialéa* est devenue une *phytoblastéa* qui ressemble beaucoup à la blastéa animale.

Ce phylum végétal accessoire diffère du phylum végétal proprement dit en ce que le stade plakéa, au lieu d'être suivi du stade massif thalléa, est suivi de stades, à une seule assise de plastides.

Tandis que, dans la blastéa animale, le plastide zoïque s'est trouvé apte, dans les circonstances rencontrées sur la Terre, à évoluer jusqu'à la forme si complexe et si différenciée qui constitue le Mammifère, le plastide phytique, après avoir précocement atteint le stade de phytoblastéa, y est définitivement demeuré fixé.

SYSTÉMATIQUE

Position systématique du genre

Bien que le Volvox soit entré dans la voie d'une évolution toute spéciale, nettement divergente de celle suivie par l'évolution du Végétal proprement dit, le chemin qu'il a parcouru dans cette voie est si court que ses plastides constitutifs ont conservé, intégralement, tous les caractères des Flagellates phytiques dont il dérive.

L'individu adulte consiste, chez le Volvox, en une phytoblastéa, formée d'une seule assise de plastides reliés entre eux par des filaments protoplasmiques. Chacun de ces plastides produit une masse de gelée stratifiée, gelée qui constitue, du côté extérieur de la sphère, une paroi protectrice, qui sépare latéralement les plastides les uns des autres et qui s'étend, vers le centre de la sphère, en une colonnette radiale qui contribue à combler, presque totalement, la cavité blastocœlienne.

Les plastides constitutifs de la blastéa volvocéenne ont une organisation à peu près identique à celle des Flagellates unicellulaires libres qui composent le groupe des Chlamydomonadina. Pour ce motif, ils peuvent être réunis avec ces derniers en un même groupe systématique. Il ne faut pas perdre de vue, toutefois, que la blastéa volvocéenne constitue un groupement plastidien dont la phylogénèse s'éloigne de celle des autres Métaphytes chlorophylliens, tandis qu'elle rappelle les débuts de celle des Métazoaires. Mais cette phylogénèse du Volvox, au lieu de continuer à évoluer, est demeurée immobilisée, conservant, intacte, la structure de la Chlamydomonadina qui constitue son origine et ne manifestant d'autre particularité caractéristique qu'un groupement de ses plastides à peu près identique au groupement des plastides de la zooblastéa.

Espèces

Leuwenhoeck a, le premier, observé et décrit le Volvox (1719, p. 149). genre cosmopolite qui ne comprend qu'un très petit nombre d'espèces.

On n'en connaît guère que deux en Europe. Ce sont :

1. Le Volvox globator Ehrenberg 1831 (V. stellatus Ehrenberg 1831 ; V. monoicus Cohn 1875),

2. Le Volvox aureus Ehrenberg 1831 (V. minor Stein 1854; V. dioicus Cohn 1875).

Ehrenberg (1838 p. 71) a donné le nom de Volvox aureus à la forme productrice d'oosphères et de Sphaerosira volvox à la forme productrice de spermatozoïdes de l'espèce appelée minor par Stein et dioicus par Cohn (1875 p. 27). C'est le nom aureus qui a l'antériorité et doit être adopté pour l'espèce en question.

Dans le présent travail l'expression « les deux Volvox » signifiera qu'il s'agit, à la fois, du Volvox globator et du Volvox aureus.

Une troisième forme a été étudiée par Arthur Meyer (1896). Il avait d'abord considéré cette forme comme étant une variété accidentelle du Volvox aureus, mais, lui ayant trouvé des caractères constants, il l'a séparée sous le nom de Volvox tertius, et a donné, à son sujet, de très intéressants détails.

C'est une forme que je n'ai pas eu l'occasion d'observer.

Variabilité des individus

Chez les deux Volvox, les individus présentent une assez grande variabilité :

1° par leurs dimensions absolues,

2° par le nombre de leurs cellules somatiques,

3° par le nombre et les combinaisons de leurs cellules reproductrices.

Stabilité phylogénétique du genre

Le Volvox est probablement une forme à peu près aussi ancienne que les colonies de Phytoflagellates primitifs dont dérivent les autres Métaphytes. Ces derniers se sont trouvés lancés dans une voie qui les a conduits à une évolution extrêmement complexe. Le Volvox, au contraire, est demeuré soustrait à toute évolution phylogénétique notable. C'est pour cette raison que le nombre des espèces est si faible et que ces espèces présentent, au point de vue morphologique, une si grande ressemblance entre elles. Elles sont, même, restées adaptées à peu près au même ensemble de conditions extérieures, puisque les deux espèces de nos régions se rencontrent, très souvent, en populations mélangées.

MORPHOLOGIE

Mérides

Nous appellerons méride, aussi bien chez les Animaux que chez les Végétaux, l'ensemble des plastides qui sont formés, directement, par les bipartitions successives d'un plastide présentant des caractères spéciaux qui en font un plastide initial, ensemble qui, à son tour, est formateur de nouveaux plastides initiaux aptes à former ou à concourir à la formation de nouveaux mérides.

Méride diffus du Protozoaire et du Protophyte

Si le méride ne comprend que des plastides libres, il se trouve formé d'un groupe d'individus monoplastidiens et peut être dénommé méride diffus. Si l'on considère le Flagellate, à structure régénérée, qui résulte de la conjugaison de deux individus ou bien l'individu qui vient de s'enkyster et va subir une période de repos, comme étant des plastides initiaux, l'ensemble des individus monoplastidiens qui proviennent directement de la succession des bipartitions de l'un ou de l'autre de ces plastides initiaux constitue un méride diffus.

Méride colonial à plastides dépourvus de liaisons protoplasmiques

Si les individus résultant des bipartitions d'un Flagellate ayant les caractères d'un plastide initial, au lieu de se disséminer, demeurent, au moins pendant un certain temps, réunis par des liaisons inertes, de provenance ectoplasmique, on aura un méride colonial à individus physiologiquement indépendants.

Les Flagellates Dendromonas et Uroglena sont des exemples d'un tel méride. Le premier est fixé, le second est libre.

Méride colonial à plastides momentanément réunis entre eux par des liaisons protoplasmiques

Le degré d'association est poussé beaucoup plus loin lorsque les plastides, tout en restant aptes à se libérer ultérieurement,

conservent, pendant qu'ils demeurent groupés, des liaisons protoplasmiques dont le rôle est surtout nourricier. Ce mode d'association est nettement représenté par le méride colonial spermien du Volvox. C'est un état qui n'a qu'à devenir définitif pour donner le type suivant.

Méride du Métazoaire et du Métaphyte

Méride constituant un individu simple

Si l'ensemble plastidien qui constitue un méride colonial, à liaisons protoplasmiques interplastidiennes, forme un groupement dont les plastides, (les plastides reproducteurs ou plastides initiaux de nouvelle génération exceptés) ne sont plus aptes à mener séparément une existence libre, le méride devient un individu simple. Ce cas est celui des sphères qui constituent l'individu chez le Volvox. C'est aussi le cas d'êtres beaucoup plus compliqués tels que les Rotifères.

Mérides constitutifs d'un individu composé

Si le méride produit des plastides initiaux formateurs de nouveaux mérides, et si les nouveaux mérides ainsi produits demeurent définitivement reliés entre eux, leur ensemble constitue un individu composé. Dans ce cas, le méride n'est plus qu'un élément de cet individu.

Si les mérides forment un ensemble ramifié, on a un individu de forme dendrique (Cormophytes).

S'ils forment une chaîne linéaire, ils deviennent des métamères et leur ensemble est un individu métamérisé (Annélides, Arthropodes, Vertébrés).

S'ils sont disposés radiairement autour d'un axe, ils deviennent des antimères et leur ensemble est un individu antimérisé (Echinodermes).

Définition de l'individu simple et de l'individu composé

Il résulte de ce qui précède que tout individu formé d'un seul méride est un individu simple (Volvox, Trochosphæra) et que tout individu formé par la réunion de plusieurs mérides définitivement réunis entre eux est un individu composé (Cormophyta, Arthropoda et Vertebrata).

Valeur morphologique du groupement plastidien sphérique qui constitue l'individu chez le Volvox

La blastéa volvocéenne (fig. 1, p. 35 et 37) étant produite par un plastide initial (œuf, oosphère parthénogénétique, cladogonidie) et étant productrice de nouveaux plastides initiaux (gonidies) est un méride.

Ce méride, qui dérive phylogénétiquement d'une colonie de Phytoflagellates, a perdu la valeur d'une colonie pour acquérir celle d'un individu. En effet :

1° Les plastides qui composent cet ensemble sont logés dans une masse de gelée indivisible et ne sont plus aptes à se séparer pour vivre séparément.

2° Bien qu'ils soient considérablement écartés et bien distincts les uns des autres, les plastides conservent définitivement des liaisons protoplasmiques interplastidiennes.

3° Les plastides constitutifs de la sphère ne sont pas, tous, identiques entre eux, mais ont acquis des différenciations en rapport avec la situation qu'ils occupent.

4° Il y a production de gamètes, mâles et femelles, à la nutrition desquels toute la blastéa collabore.

Forme de l'individu

Volvox globator. — Chez le Volvox globator, l'individu est, en général, non pas exactement sphérique, mais un peu allongé dans le sens de l'axe de la direction de translation, direction qui coïncide, à peu près, avec l'axe morphologique et avec l'axe de rotation. Les individus producteurs de cladogonidies sont les moins ovalisés. Les individus producteurs d'oosphères le sont généralement davantage.

D'après Overton (1889, p.7), ce n'est qu'en vieillissant que l'individu s'allonge notablement suivant son axe.

Volvox aureus. — L'individu, sphérique au moment où il se libère, s'allonge assez précocement dans la direction de son axe. (Overton, 1889, p.7). Les individus producteurs de cladogonidies sont ceux qui se rapprochent le plus de la forme sphérique. Les individus producteurs d'oosphères sont parfois assez notablement ovoïdes et présentent assez souvent, au printemps, à leur

extrémité postérieure, un petit mamelon rappelant celui des citrons. Les individus mâles sont parfois, eux aussi, de forme ovoïde.

Dimension de l'individu

Le diamètre moyen de l'individu varie avec la nature des plastides initiaux qu'il produit, avec son âge et avec les conditions du milieu dans lequel l'individu considéré et ceux dont il dérive se sont développés.

Ce diamètre dépend non seulement du nombre total, assez variable, des plastides, mais aussi, dans une large mesure, de l'épaisseur relative de la gelée périplastidienne, épaisseur qui peut différer notablement chez deux individus du même âge. Il en résulte que les individus les plus gros ne sont pas toujours ceux qui sont formés du plus grand nombre de cellules.

Volvox globator. — Chez le Volvox globator, le diamètre de l'individu est au minimum de 250 μ. Il est généralement compris entre 400 et 800 μ.

Le maximum, rarement atteint, est de 1200 μ.

Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus les formes très grosses se rencontrent plus rarement que chez le Volvox globator. Plus encore que chez cette dernière espèce, le diamètre des individus est très variable entre des limites assez écartées. Ces limites sont :

De 200 et 850 μ, pour les individus producteurs de cladogonidies;

De 170 et 600 μ, pour les individus producteurs de gynogonidies;

De 170 et 550 μ, pour les individus producteurs d'androgonidies.

Les individus dépassant 500 μ sont assez rares (Klein, 1889, 143).

Klein (1889, p.144) a observé, à la fin d'avril, des individus producteurs de cladogonidies et des individus producteurs de gynogonidies dans deux fosses de rouissage contiguës. Dans l'une, ils étaient extraordinairement nombreux et très petits; dans l'autre ils étaient remarquablement gros.

Au moment de leur libération, les jeunes présentent des dimensions très variables. Ils ont, en général, au moins 200 μ.

Ce sont les plus gros individus qui donnent les plus gros bour-

geons. Ces derniers peuvent atteindre 350 μ, c'est-à-dire plus que le double des plus petits individus adultes libres (170 μ).

Orientation morphologique de l'individu

La symétrie de la blastéa volvocéenne, qu'il s'agisse de celle qui est formée par l'œuf ou de celle qui est formée par une cladogonidie, de même que la symétrie de la colonie spermienne sphérique, est celle de la blastéa typique du Règne animal (fig.8 p.65 et fig.9 p.66).

A la suite des deux premières bipartitions, on a un groupe de 4 plastides qui présente tous les éléments de la symétrie du stade placula à savoir :

Deux plans de symétrie bilatérale;
Quatre quadrants séparés par les deux plans de symétrie;
Un axe qui est l'intersection des deux plans de symétrie;
Un centre de figure;
Un contour externe.

Après la troisième bipartition, qui donne 8 plastides, l'embryon issu de l'œuf et le bourgeon issu de la cladogonidie s'incurvent en forme de coupe (stade cupellula). Le méride colonial spermien ne subit, le plus souvent, qu'une faible incurvation et ne dépasse pas ce stade (fig.11, p.85).

Par suite des progrès des bipartitions, l'embryon, le bourgeon, et, parfois aussi, la colonie spermienne arrivent au stade phialula.

Comme la placula, la phialula possède deux plans de symétrie bilatérale et quatre quadrants.

Le centre de figure de la placula est devenu un pôle qui sera antérieur dans le mouvement de progression. C'est le pôle central ou sensitif. Wills (1880) l'appelle pôle sud. Il correspond morphologiquement au pôle dorsal de la blastula de l'Arthropode.

Le contour extérieur de la placula s'est replié et rétréci de manière à former le contour d'une ouverture qui constitue le phialopore.

Le centre du phialopore est le pôle phialoporique ou trophique. Il se place en arrière dans le mouvement de progression. Wills l'appelle pôle nord. Il correspond, morphologiquement, au centre de l'invagination archentérique de la gastula des ontogénèses animales et au pôle ventral de la blastula de l'ontogénèse de l'Arthropode.

L'axe de la placula est devenu l'axe des pôles.

Le plan médian perpendiculaire à l'axe des pôles coupe la surface extérieure suivant un équateur qui sépare deux hémiphères, dont l'un (hémisphère dorsal) est surtout sensitif et dont l'autre, qui contient le phialopore (hémisphère ventral), est surtout trophique et gonidial.

Aire phialoporique des individus femelles chez le Volvox aureus

Overton (1889, p.30 et pl.4 fig.24) a signalé que chez le Volvox aureus les individus producteurs de gynogonidies possèdent, au pôle qui est postérieur dans la progression, une petite aire distincte qu'il dénomme plateau polaire. Cette aire d'Overton est circulaire. Elle a 42 μ de diamètre. Vue de profil, elle se montre légèrement saillante et, vue de face, elle apparaît sous forme d'une petite tache ronde claire où la gelée se trouve dépourvue de plastides. Par sa situation, elle correspond certainement au phialopore qui a été comblé par la gelée périplastidienne.

L'aire phialoporique est visible dès l'instant où le jeune se libère et elle persiste pendant toute la durée de son existence.

Elle ne paraît pas être reconnaissable chez les individus asexués, c'est-à-dire uniquement producteurs de cladogonidies.

Importance morphologique du phialopore

Klein (1890, p.44) n'admet pas que l'ouverture qui existe entre les 4 premiers plastides issus de la cladogonidie ait un rapport avec le phialopore du bourgeon, mais il est évidemment là dans l'erreur, car, aussi bien à ce stade de 4 plastides qu'aux stades suivants, la caractéristique du phialopore est d'être bordé par les cellules qui sont reliées, par les plasmonèmes gonidiaux, avec la couronne périgonidiale de plastides somatiques.

L'importance morphologique du phialopore du Volvox résulte de ce que :

1° Il correspond morphologiquement au centre de l'aire trophique ou endodermique de la dépula et de la gastrula des ontogénèses animales.

2° Les plastides qui l'entourent jouent, chez le bourgeon, comme l'endoderme de la gastréa animale, un rôle surtout tro-

phique, puisque ce sont eux qui reçoivent directement, par la voie des plasmonèmes, les substances alimentaires élaborées par le soma de l'individu producteur, et ce sont eux qui, de proche en proche, les transmettent aux autres plastides du jeune bourgeon en voie de développement.

3° Il est persistant et largement ouvert, chez l'embryon, chez le bourgeon et chez le méride spermien sphérique, pendant toute la durée des bipartitions.

4° Non seulement il existe chez l'embryon en voie de développement, dans l'intérieur des enveloppes de l'œuf, mais Kirchner (1879 p. 95) l'a vu, encore ouvert, chez le jeune individu nageant librement.

5° Il représente le centre de la calotte ou de la zone annulaire sur laquelle sont localisées les gonidies.

6° Il est encore bien représenté, chez les individus femelles adultes du Volvox aureus, par l'aire phialoporique (plaque polaire d'Overton). Cette aire relativement large, est formée par la gelée périplastidienne des plastides périphialoporiques, gelée qui a envahi et comblé le phialopore.

7° L'aire phialoporique est, peut-être, encore pourvue d'un orifice tout au moins virtuel, résidu de l'orifice réel qui existe tant que la gelée périplastidienne n'est pas complètement formée.

8° L'aire phialoporique du Volvox aureus serait, d'après Overton, (1889 p. 30), le point de pénétration des spermatozoïdes.

9° Cette aire est la région normale de sortie des bourgeons formés par les cladogonidies, en sorte que, à ce point de vue et à celui de la pénétration des spermatozoïdes, elle se comporte comme une sorte d'orifice génital.

Différenciation des plastides du méride ou individu en plastides gonidiaux et en plastides somatiques

Tous les mérides, en général, et les diverses sortes de mérides du Volvox, en particulier, résultent d'abord d'un développement multiplicateur du nombre des plastides.

Au cours de ce développement, les plastides, tous à peu près identiques entre eux, conservent une constitution embryonnaire, caractérisée par ce fait que leur protoplasme possède encore, à peu près intactes, les propriétés du protoplasme spécifique

du plastide initial. Ensuite, survient une adaptation qui fait entrer un nombre plus ou moins considérable de plastides dans la voie d'une activité fonctionnelle à laquelle ils se consacrent tout entiers. Mais un certain nombre de plastides, se séparant ainsi profondément, au point de vue morphologique, des premiers, échappent à cette adaptation. Ils conservent intacte la totalité ou une très grande partie de leur protoplasme spécifique et deviennent directement (cladogonidie et oosphère parthénogénétique) ou indirectement (oosphère et spermatozoïde) de nouveaux plastides initiaux.

Il en résulte que l'ensemble plastidien qui constitue le méride ou individu, chez le Volvox, comprend deux catégories de plastides que l'on peut dénommer plastides somatiques et plastides gonidiaux.

L'ensemble des plastides somatiques constitue le soma du méride. L'ensemble des plastides gonidiaux constitue son gonidium.

Le plastide somatique, d'abord formé de protoplasme spécifique intact, entre, peu à peu et en son entier, dans la voie d'une activité fonctionnelle qui l'use et le condamne définitivement à la stérilité, à l'épuisement et à la mort.

Dimensions des diverses sortes de plastides du Volvox

Le tableau suivant indique, en millièmes de millimètre, les dimensions extrêmes des diverses sortes de plastides constitutifs de l'individu chez les deux Volvox :

	Plastide somatique	Cladogonidie	Androgonidie	Spermatozoïde	Gynogonidie mature ou oosphère	Œuf enkysté
Volvox globator	3 à 9	15 à 18	11 à 16	2 à 3 sur 6 à 11	45 à 60	45 à 55
Volvox aureus	5 à 9	15 à 30	10 à 15	2 à 4 sur 9 à 13	60 à 70	60 à 70

Distinction de trois sortes de mérides d'après la différenciation gonidio-somatique

La différenciation des plastides embryonnaires du méride en plastides gonidiaux et en plastides somatiques conduit à distinguer, suivant que les deux sortes de plastides existent réellement ou que l'une des deux sortes n'apparaît pas, trois sortes de mérides qui sont :

1° Le méride gonidio-somatique ou méride normal, qui comprend les deux sortes de plastides;

2° Le méride exclusivement gonidial qui ne différencie aucun plastide somatique;

3° Le méride exclusivement somatique qui ne conserve aucun plastide gonidial.

Méride gonidio-somatique

Dans le méride gonidio-somatique, les plastides embryonnaires du méride subissent, effectivement, une différenciation qui, faisant, des uns, des gonidies et, des autres, des plastides somatiques, divise le méride en un gonidium et un soma distincts. C'est le cas normal. Le méride ou individu du Volvox, la blastula ou protoméride de l'embryon de l'Arthropode en sont des exemples.

Méride exclusivement gonidial

Dans le méride exclusivement gonidial, tous les plastides embryonnaires du méride conservent les caractères de plastides initiaux ou d'éléments de plastides initiaux, car aucun d'eux n'entre, en son entier, dans la voie de la différenciation somatique. Le méride est apte, dans ce cas, à former ou à contribuer à la formation d'autant de nouveaux mérides qu'il comprend de plastides.

Le méride colonial spermien du Volvox en est un exemple. Ce méride colonial résulte des bipartitions successives du plastide initial mâle ou androgonidie. Il est cupelléiforme ou phialéiforme, et composé exclusivement d'androgamètes.

On peut aussi citer, comme exemple de mérides exclusivement gonidiaux, tous les mérides de l'Eudorina elegans, mérides qui sont coloniaux, puisque tous leurs plastides conservent l'aptitude à une existence libre. Ces mérides sont :

1. Le méride asexué, dont tous les plastides sont des plastides initiaux formateurs de nouveaux mérides;

2. Le méride mâle, dont tous les plastides sont des plastides initiaux formateurs de colonies spermiennes;

3. Le méride femelle, dont tous les plastides prennent la valeur d'oosphères et deviennent après la gamie des plastides initiaux formateurs de nouveaux mérides;

4. Le méride hermaphrodite, dont (Carter, 1858) les 32 plastides sont, les 4 antérieurs, des plastides initiaux mâles formateurs de colonies spermiennes et, les 28 autres, des plastides initiaux femelles ou oosphères.

Dans tous ces mérides coloniaux, chaque plastide est formé d'une partie reproductrice qui consiste en une masse de protoplasme spécifique intact, mise en réserve, et en une partie fonctionnelle qui constitue les plasmorganes typiques du Phytoflagellate.

Tous les plastides de l'Eudorina trouvent donc, dans leur propre protoplasme, les ressources nécessaires et suffisantes pour se nourrir, grandir, s'approvisionner de réserves, mener une existence libre et se développer en un nouveau méride. Ce sont des plastides initiaux qui trouvent, en eux-mêmes, ce qui leur est nécessaire pour assurer la continuité indéfinie de leur descendance, sans qu'ils aient à emprunter, à quelques-uns de leurs congénères, une aide fonctionnelle qui les condamnerait à l'épuisement et à la mort, en ferait, en un mot, un soma. Il en résulte que chez l'Eudorina le méride est, exclusivement gonidial.

Méride exclusivement somatique

Dans le méride exclusivement somatique, aucun plastide n'est mis en réserve comme plastide initial. Chacun des plastides entre peu à peu, tout entier, dans la voie d'adaptations fonctionnelles qui le condamnent, d'avance, à mourir sans laisser aucune descendance. Le méride exclusivement somatique est donc toujours un méride terminal stérile.

Dans une espèce donnée, le méride exclusivement somatique peut exister réellement, ou n'avoir qu'une existence apparente. Dans les espèces dont les individus sont formés d'un seul méride, comme c'est le cas du Volvox, ils n'ont probablement pas une existence réelle. Dans ce genre, les mérides qui parais-

sent être purement somatiques sont, par exemple, des mérides producteurs de cladogonidies dans lesquels ces dernières, privées, par une cause quelconque, de l'alimentation qui leur est nécessaire, ont subi un arrêt très précoce de leur développement.

Il n'en est pas de même dans les espèces dont les individus sont formés d'une chaîne de mérides, comme c'est le cas, par exemple, chez les Arthropodes. Il semble bien, en effet, que chez ces derniers, il n'y ait que le premier méride formé qui soit producteur de véritables plastides initiaux. Ces plastides se présentent sous une forme qui peut être assimilée à une spore parce qu'ils sont libres, aptes à se rendre, par leurs propres moyens, dans le logement auquel ils se sont adaptés et qu'ils se développent en un ensemble plastidien qui constitue un gamétozoïte, c'est-à-dire un ensemble producteur de gamètes. Ils sont, dès leur apparition, prédéterminés comme gynospores ou comme androspores. Par leurs mouvements amiboïdes et guidés par un chimiotactisme spécial, ils immigrent dans les divers mérides somatiques de l'embryon. Ils s'y développent, suivant leur sexe et y déterminent, par leur présence, l'apparition des caractères sexuels qui font du soma un mâle ou une femelle suivant que le gamétozoïte qu'il loge est un androgamétozoïte ou un gynogamétozoïte. Ici, tous les mérides autres que le premier formé, sont en réalité, même s'il logent des gamétozoïtes issus de spores immigrées, des mérides réduits à un simple soma.

Enumération des diverses sortes de gonidies et des diverses sortes de mérides que l'on rencontre chez le Volvox.

Nous avons défini le méride comme étant l'ensemble plastidien qui est formé directement par un plastide initial et qui est formateur de nouveaux plastides initiaux Nous avons vu que, chez le Volvox, le méride constitue l'individu.

Examinons, maintenant, quels sont, chez le Volvox :

A. Les diverses sortes de plastides initiaux.

B. Les diverses sortes de mérides produits par ces plastides initiaux.

Gonidies

Les diverses sortes de plastides initiaux ou gonidies aptes à former un méride ou individu sont, chez le Volvox :

1° la cladogonidie formatrice du bourgeon;

2° la gynogonidie, lorsque les circonstances rendent l'oosphère qui en dérive apte à se développer parthénogénétiquement en un embryon;

3° l'androgonidie qui donne un méride colonial spermien;

4° le zygote ou œuf fécondé qui donne l'embryon d'un nouvel individu.

On peut y ajouter, en remarquant toutefois que ce ne sont pas tout à fait des plastides initiaux, mais seulement les éléments sexuels d'un plastide initial :

5° l'oosphère lorsqu'elle ne se développe pas parthénogénétiquement;

6° le spermatozoïde.

En général, les plastides initiaux matures peuvent, chez l'Animal et chez le Végétal :

a) Demeurer uniquement formés de protoplasme spécifique intact (oosphère végétal, œuf animal totalement dépourvu de vitellus).

b) Etre formés de protoplasme spécifique intact accompagné d'une certaine quantité de protoplasme adapté à l'utilisation de réserves nutritives, vitellines, non vivantes (œuf animal à vitellus).

c) Etre formés d'une certaine proportion de protoplasme spécifique intact et d'une certaine quantité de protoplasme fonctionnel, qui permet au plastide initial de subvenir, par lui-même, dans une certaine mesure, à ses propres besoins. C'est ce qui a lieu chez le Volvox où chaque plastide initial (cladogonidie, oosphère parthénogénétique, androgonidie, oosphère, spermatozoïde et zygote) possède tous les organes essentiels du Flagellate phytique, y compris un chlorophylloplaste nourricier parfaitement constitué et réellement fonctionnel. Dans l'oosphère, ce chlorophylloplaste a emmaganisé dans ses pyrénoïdes une provision d'amidon physiologiquement comparable à la provision de vitellus de l'œuf animal. Quant au spermatozoïde,

avec son chlorophylloplaste d'un jaune verdâtre, avec ses vacuoles pulsatiles, son stigma rouge et ses flagellums moteurs, il représente un véritable Flagellate libre.

Mérides

Chez le Volvox, le produit du développement des divers plastides initiaux qui viennent d'être énumérés est, la colonie spermienne cupelleiforme mise à part, toujours une blastéa libre.

Les divers mérides correspondant aux divers plastides initiaux sont :

A) Le méride initial qui provient, généralement, du développement d'un œuf fécondé et, quelquefois, d'une oosphère parthénogénétique. Il est toujours exclusivement formateur de cladogonidies.

B) Les mérides produits par les cladogonidies et qui, d'après les plastides initiaux qu'ils produisent, peuvent être :

1) cladogonidien intercalaire (méride intercalaire asexué, fig.13, p.115, A et B),

2) clado-androgonidien intercalaire (méride intercalaire mâle, fig.13, C),

3) cladogonidien subterminal (méride subterminal asexué, fig.14, p.117, D),

4) clado-androgonidien subterminal (méride subterminal mâle, fig.14, E),

5) clado-gynogonidien (méride subterminal femelle, fig.14, F),

6) clado-andro-gynogonidien (méride subterminal hermaphrodite, fig.14, G),

7) gynogonidien (méride terminal femelle, fig.15, p.119, H et I),

8) androgonidien (méride terminal mâle, fig.15, J et K),

9) gyno-androgonidien (méride terminal hermaphrodite, fig.15, L et M).

C) Le méride spermien produit par une androgonidie. Il ne dépasse généralement pas la forme d'une table légèrement incurvée, mais, parfois, il pousse son incurvation jusqu'à la forme sphérique. Ce méride n'a pas la valeur d'un individu, mais celle d'une colonie, parce que ses éléments plastidiens, unis

pendant leur ontogénèse, se dissocient finalement, tous, sous forme de spermatozoïdes, véritables Phytoflagellates monoplastidiens qui, jusqu'au moment de la gamie, mènent une existence libre.

SOMA DE L'INDIVIDU

Le soma du méride est l'ensemble de ceux de ses plastides qui sont entrés dans la voie d'une activité fonctionnelle qui les condamne à l'épuisement et à la mort.

Cette activité fonctionnelle est en rapport principalement avec la nutrition, la sensiblité et la locomotion. Chacun des plastides somatiques remplit simultanément, mais dans une mesure différente suivant sa situation sur la blastea, l'ensemble de ces fonctions.

Nombre des cellules constitutives d'un individu

Calcul du nombre des cellules. — On peut calculer le nombre total N des cellules constitutives de la blastéa volvocéenne au moyen du nombre n de plastides que l'on compte, avec une mise au point très exacte, sur le grand cercle qui forme le contour apparent de la coupe optique passant par le centre de la sphère.

Si l'on suppose que l'aire correspondant à chaque plastide est un hexagone, et si l'on calcule combien de fois la surface de cet hexagone est contenue dans la surface de la sphère, on trouve :

$$N = 0{,}367\ n^2$$

Le nombre total des cellules d'un individu est donc égal au carré du nombre des cellules que l'on voit sur un grand cercle de la sphère, multiplié par le coefficient 0,367.

Comme il n'est pas très facile de compter exactement le nombre n on peut employer une autre méthode.

On détermine directement, en prenant un assez grand nombre de mesures, l'écartement moyen, de milieu en milieu, des plastides. Soit e cet écartement moyen et d le diamètre moyen de la sphère. Le nombre total N des cellules est $N = 3{,}627\ (\frac{d}{e})^2$,

Un individu ayant 100 plastides sur son grand cercle contient environ 3670 cellules.

L'individu de Volvox globator, figuré par Cohn (1875, fig.1) et qui, d'après l'échelle du dessin, a environ 420 μ, présente 109 plastides sur sa périphérie. Il contient, par conséquent, 4360 cellules.

Les meilleurs dessins ne peuvent guère donner une idée exacte du nombre des cellules, parce qu'il faudrait représenter ces dernières tellement serrées les unes contre les autres, sur le pourtour de la projection de la sphère, qu'elles deviendraient tout à fait indistinctes.

Sur la belle figure donnée par Cohn (1875, fig.1), même en remçant les cellules reproductrices par le nombre proportionnel voulu de petits plastides somatiques, on compte environ 1000 plastides, tandis qu'il devrait y en avoir en réalité environ $\frac{1}{2}$ 4 360 = 2 180.

Variabilité du nombre des cellules. — Le nombre des cellules constitutives de l'individu est très variable. Klein (1889, p.147) signale que :

1° Cette variabilité est plus grande chez le Volvox aureus que chez le Volvox globator.

2° Le nombre des cellules n'est pas, dans une même espèce, exactement proportionnel à la surface de la sphère, à cause de la variabilité de l'épaisseur de la gelée interplastidienne.

3° Les plastides sont plus rapprochés les uns des autres chez les individus uniquement producteurs de gynogonidies que chez les individus uniquement producteurs de cladogonidies.

4° Ils sont notablement plus rapprochés les uns des autres chez le Volvox globator que chez le Volvox aureus, en sorte qu'à égalité de grosseur du méride les plastides sont plus nombreux chez le premier que chez le second.

Nombre des cellules de l'individu chez le Volvox globator. — D'après Klein (1889, p.146), le nombre des cellules constitutives de l'individu varie, chez le Volvox globator :

de 1 500 à 16 400 chez les individus asexués,
de 10 000 à 22 000 chez les individus sexués.

Nombre des cellules de l'individu chez le Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, le nombre des cellules de l'individu est, d'après Klein (1889, p.146) :

de 200 à 3 000 chez les individus asexués,
de 210 à 4 400 chez les individus femelles,
de 330 à 3 300 chez les individus mâles.

Un grand nombre d'individus asexués sont formés de 500 à 1 000 plastides.

Les individus sexués ont, en général, à diamètre égal, un plus grand nombre de plastides que les asexués.

CELLULE SOMATIQUE

C'est la perte complète et définitive de la faculté de pouvoir vivre à l'état libre qui a fait passer du rang d'individu à celui de cellule constitutive d'un individu d'ordre plus élevé, tout en lui conservant l'ensemble de ses caractères, le Flagellate Chlamydomonadine formateur de la colonie ancestrale dont le Volvox est issu.

La cellule du Volvox comprend une enveloppe très épaisse et une partie vivante, le plastide.

Différenciations cellulaires dans le soma

Les plastides somatiques de l'individu ne sont pas tous absolument identiques entre eux. Ils subissent, suivant la région à laquelle ils appartiennent, une différenciation plus ou moins prononcée qui porte, dans une certaine mesure, sur le chlorophylloplaste, davantage, sur les plasmonèmes et, plus encore, sur les stigmas rouges. Dans ces derniers, la différenciation peut être poussée jusqu'à une régression presque complète.

Les plasmonèmes sont plus nombreux (Volvox aureus) ou plus importants (Volvox globator) sur l'hémisphère du pôle phialoporique qui est aussi l'hémisphère où se forment le plus grand nombre de gonidies. Pour ces motifs, l'hémisphère phialoporique peut être appelé hémisphère trophique ou hémisphère gonidial.

Le stigma rouge est d'autant plus développé et d'autant plus visible que le plastide auquel il appartient est plus rapproché du pôle qui est antérieur dans le mouvement de translation. Au-delà de l'équateur, les stigmas sont très réduits et, plus près du pôle phialoporique, ils disparaissent à peu près complètement. L'hé-

misphère opposé à l'hémisphère phialoporique peut donc être dénommé hémisphère stigmatique ou, vu la fonction de perception de la lumière que l'on attribue au stigma, hémisphère sensitif.

Enveloppes cellulaires

Enveloppes cellulaires chez les végétaux supérieurs

Cellulose. — Chez les Végétaux, la périphérie du plastide s'entoure d'une membrane formée de la substance ternaire appelée cellulose et de petites quantités d'autres substances plus ou moins analogues.

La cellulose apparaît, dans la couche périphérique vivante des plastides végétaux, dans de minuscules organites.

La cellulose non-vivante, produite dans ces organites vivants, arrive à envahir toute la strate distale de chaque plastide et à transformer ainsi cette strate en une cuticule qui, à quelques canaux plasmonémaux près, est tout à fait continue et dépourvue de toute intercalation de protoplasme vivant.

La répétition du même processus peut donner une deuxième, puis une série de strates successives, strates dont chacune est accolée contre la face interne de la strate précédemment formée. Il en résulte finalement une cuticule stratifiée qui est quelquefois extrêmement mince et quelquefois très épaisse.

La stratification de cette cuticule est rendue bien visible par la constitution même de chacune des strates. La portion distale de chacune d'elles est claire et réfringente, tandis que sa portion proximale est relativement sombre. Cette dissemblance se manifeste, dans chaque strate, par un passage insensible. Elle est due à une différence graduée du degré d'hydratation.

Les membranes cellulosiques sont d'autant plus perméables et plus élastiques qu'elles sont plus hydratées. Elles se colorent légèrement dans un certain nombre de réactifs colorants dilués et, en particulier, dans les carmins et les hématoxylines.

Certaines membranes, de nature cellulosique, ont la propriété de se gélifier, c'est-à-dire de subir une modification, accompagnée d'hydratation, qui les transforme en une gelée très molle. La gélification est poussée, dans quelques cas, jusqu'à une véritable liquéfaction.

Enveloppes cellulaires chez les Algues

Chez les Algues, la zoospore, qui est une représentation du stade Flagellate, est dépourvue de cuticule cellulosique tant qu'elle est libre; mais une cuticule apparaît dès que la zoospore s'est fixée et dès qu'elle commence à se développer.

Enveloppe du Flagellate

Une véritable membrane paraît exister chez les Euglènes et chez bon nombre d'autres Phytoflagellates. Elle est formée, soit de véritable cellulose, soit d'une substance similaire.

Enveloppe cellulaire chez le Volvox

Tant que le jeune individu provenant de l'œuf ou de la cladogonidie n'a pas terminé ses bipartitions et n'est pas arrivé à avoir le nombre définitif de ses plastides, ces derniers sont dépourvus d'enveloppe. Mais, dès que le nombre définitif des plastides est atteint, ces derniers commencent à former une enveloppe sur toute leur surface. Cette enveloppe s'épaissit par formation de nouvelles strates apposées successivement, du côté interne. Arthur Meyer (1896, pl.8, fig. A, 3) a figuré cette stratification, dans la membrane en cours de formation, chez le Volvox tertius.

L'enveloppe cellulaire s'épaississant par appositions successives d'une nouvelle strate sur la face interne de la dernière strate formée, il faut, pour l'accroissement du volume total de la cellule que les premières strates augmentent considérablement leur étendue, ce qui a lieu par suite des progrès d'une gélification qui finit par transformer l'enveloppe en une masse de gelée stratifiée dont la strate externe reste, seule, condensée en une cuticule assez résistante.

L'enveloppe cellulaire est à considérer :

1° Sur la face distale du plastide;

2° Sur ses faces latérales;

3° Sur sa face proximale.

Partie distale de l'enveloppe

Sur la face distale du plastide, les strates constitutives de l'enveloppe cellulaire sont relativement très minces. La surface de la plus externe de ces strates est durcie en une cuticule. Cette enveloppe, y compris sa cuticule, est percée de deux pores qui livrent passage aux deux flagellums et fournissent probablement une issue au liquide excrété par les vacuoles pulsatiles.

Partie latérale de l'enveloppe

La portion latérale de l'enveloppe cellulaire acquiert une assez grande épaisseur et sa strate superficielle demeure cuticularisée, c'est-à-dire ne se gélifie pas autant que les strates profondes.

En fait, les cuticules latérales en contact ne sont pas séparées l'une de l'autre. Elles forment, ensemble, une cloison qui, bien que morphologiquement double, paraît être simple et semble diviser, en son milieu, la masse de gelée interplastidienne.

La partie latérale de la membrane gélifiée est relativement moins épaisse chez le Volvox globator que chez le Volvox aureus. Les plastides sont, par conséquent, moins éloignés les uns des autres chez le Volvox globator et c'est une des raisons pour lesquelles les individus de cette espèce sont généralement d'un vert un peu plus foncé que ceux du Volvox aureus.

L'épaisissement de la membrane et sa gélification ont pour résultat d'écarter considérablement les plastides les uns des autres.

C'est principalement de cet écartement que résulte le grand accroissement de volume qui survient, chez l'individu, entre le moment où il a terminé ses bipartitions et celui où il est parvenu au au terme de son développement.

Mais, tout en s'écartant les uns des autres, les plastides demeurent réunis entre eux par des filaments protoplasmiques ou plasmonèmes qui persistent après les bipartitions. Ces plasmonèmes s'allongent, peu à peu, pour suivre l'écartement progressif des plastides, et ils se réservent des passages au travers de la membrane en voie d'épaisissement et de gélification.

Partie radiale de l'enveloppe

L'ensemble des parties proximales des enveloppes cellulaires gélifiées constitue la masse de gelée qui remplit l'intérieur de la blastéa volvocéenne.

La présence de cette gelée a été signalée par Williamson (1853, p.52).

Levick (1882) donne, comme preuve de la présence de la gelée interne que le Rotifer Notommata parasitica pénètre dans l'intérieur du Volvox et en dévore le contenu, que les grains de carmin adhèrent sur toutes les surfaces des fragments d'un Volvox déchiqueté et, enfin, que des tranches obtenues par microtomage d'individus congelés sont formées, jusqu'au centre, d'une substance assez dense pour soutenir des particules solides.

Klebs (1886 p. 401) trouve que l'intérieur de la blastéa est rempli d'une gelée non homogène mais formée de cordons de grosseurs diverses qui semblent se réunir au centre. L'iode et l'acide sulfurique colorent en brun foncé et mettent, ainsi, en évidence l'ensemble de ces cordons.

Chez le Volvox aureus, lorsque la membrane cellulaire commence à apparaître, le jeune individu, qu'il provienne d'un embryon formé par un œuf ou d'un bourgeon formé par une cladogonidie, constitue une blastéa creuse dont le diamètre est relativement petit parce que ses plastides, bien que déjà parvenus à leur volume maximum, se trouvent encore en contact les uns avec les autres.

A la fin de son ontogénèse, la blastéa volvocéenne devient de plus en plus grosse par suite de l'écartement croissant de ses plastides constitutifs. Chacun de ces derniers s'éloigne peu à peu du centre de la sphère et laisse derrière lui une colonnette radiale de gelée qui, par le progrès ultérieur de sa gélification arrivera à s'étendre à peu près jusqu'au centre de la sphère.

C'est l'ensemble des colonnettes radiales, ainsi accolées les unes aux autres, qui constitue la gelée interne de l'individu.

Cette constitution columnaire de la gelée interne du Volvox aureus se retrouve, bien que plus difficile à reconnaître, chez le Volvox globator.

Les colonnettes radiales constitutives de la gelée centrale se forment tardivement puisqu'elles ne se développent qu'après l'achèvement des bipartitions.

Cuticule de l'enveloppe cellulaire

Volvox aureus. — Chez le volvox aureus (fig.4, p.41; 5, p.43, 7, p.47), les parties de l'enveloppe gélifiée qui se trouvent sur les faces distale et latérale de la cellule sont, comme il a été dit

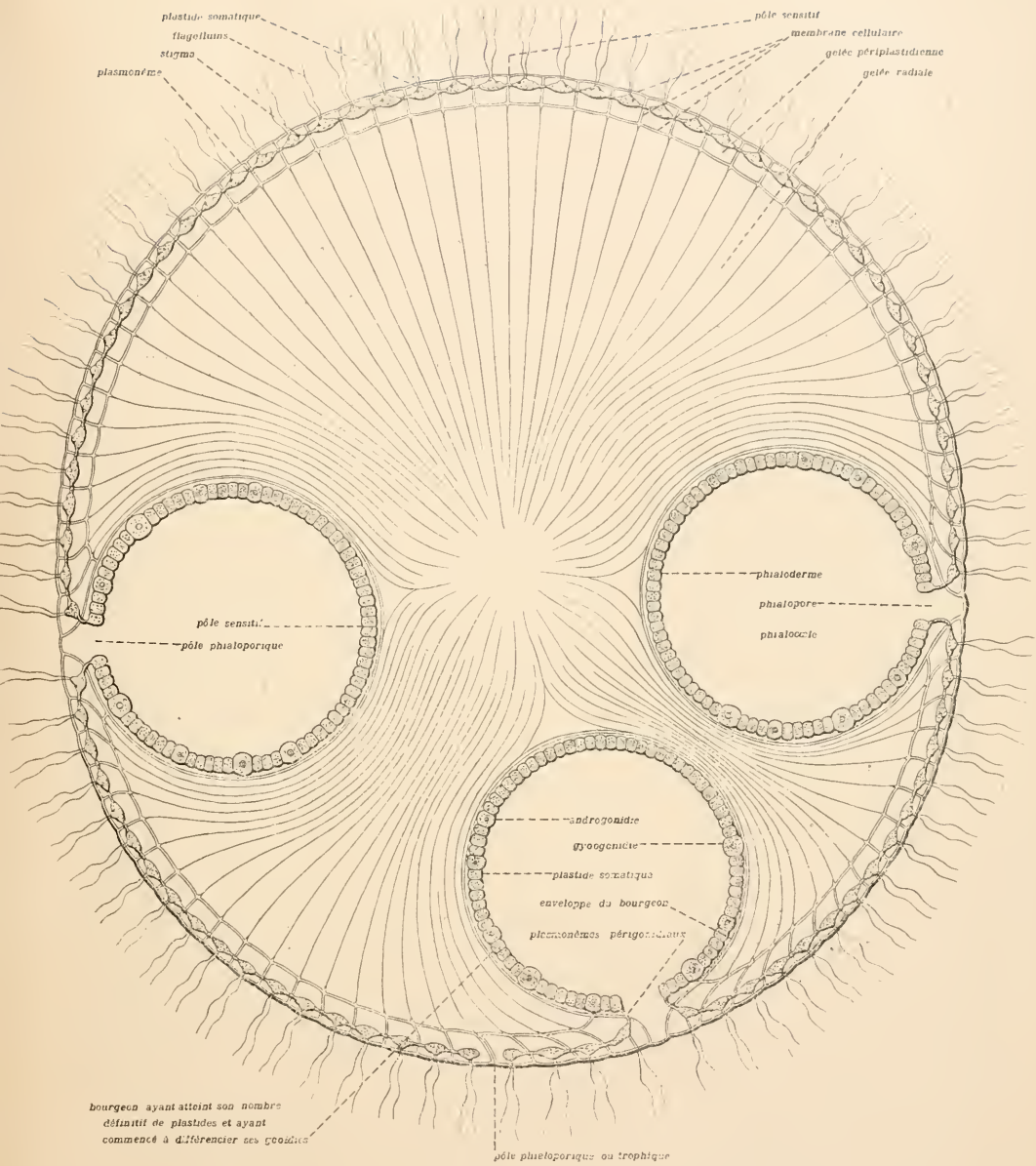

Fig. 1. — Volvox globator. Schéma de la coupe axiale d'un individu asexué contenant des bourgeons presque parvenus au terme de leur développement.

ci-dessus, recouvertes d'une mince cuticule. Cette cuticule joue un rôle de protection et de soutien. Du côté des faces distales des plastides, les cuticules élémentaires contiguës, forment, par leur continuité, une cuticule générale qui entoure complétement la blastéa volvocéenne. Du côté des faces latérales des plastides, les deux cuticules contiguës sont réunies en une lame unique qui forme une cloison médiane dans la masse de gelée interplastidienne. Cette lame semble s'atténuer et ne pas se prolonger sur la face de la colonnette radiale de gelée interne. La cuticule paraît ainsi former, pour chaque plastide, une sorte de boîte qui est ouverte vers le centre de la blastéa et qui loge le plastide et sa gelée périplastidienne.

Volvox globator. — Chez le Volvox globator (fig.1, 2, 3, p.35, 37 et 39; 6, p.45.) il semble y avoir, de plus, une lame pseudo-cuticulaire séparant la gelée périplastidienne d'avec le prolongement radial de gelée qui s'étend jusqu'au voisinage du centre de la sphère. Sur le vivant, cette pseudo-cuticule proximale est assez nettement visible.

Le traitement par l'acide acétique, suivi d'un lavage et d'une coloration à l'hémalun, fait apparaître la cuticule latérale et la cuticule distale.

Il y a donc, chez le Volvox globator, une masse de gelée périplastidienne qui est complètement entourée par l'ensemble de la cuticule et de la pseudo-cuticule dont il vient d'être question.

La blastéa qui constitue l'individu chez le Volvox globator consiste ainsi en une strate d'une assise de plastides reliés entre eux et complètement entourés de gelée et d'une cuticule close; mais, ici encore, l'enveloppe cellulaire se prolonge sous forme d'une colonnette radiale de gelée.

Chez les individus sur le point de mourir (Klein, 1889, p.157) la gelée périplastidienne intra-cuticulaire, se distingue nettement de la gelée radiale parce que cette dernière, qui ne joue plus qu'un rôle bien secondaire dans l'organisation de l'individu, est remplie de bactéries et fortement colorée en brun jaunâtre.

Nature de la cuticule

D'après Klein (1889 p. 171) la cuticule cellulaire du Volvox ne donne pas, lors du traitement par l'iode et l'acide sulfurique, la réaction caractéristique de la cellulose.

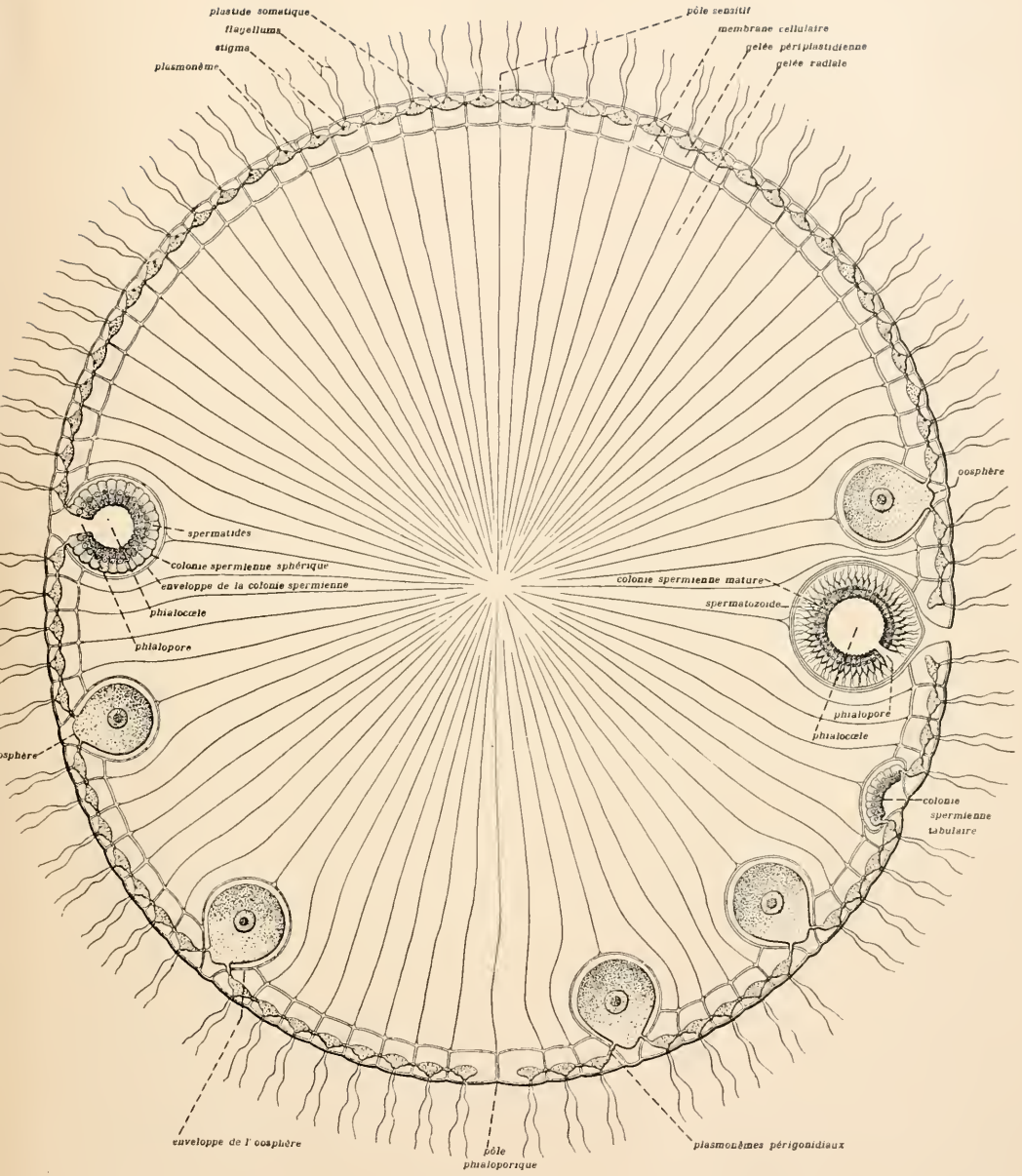

Fig. 2. — Volvox globator. Schéma de la coupe axiale d'un individu sexué normal, contenant des colonies spermiennes et des oosphères.

Cependant, Overton (1889, p.13) fait remarquer que, d'une part, la colorabilité par le carmin aluné et l'hémalun et, d'autre part, la non-colorabilité par l'hématéine ammoniacale, indiquent que ces membranes cellulaires sont formées, sinon de véritable cellulose, du moins d'une substance pouvant être considérée comme chimiquement voisine.

Aréolation polygonale de la surface de l'individu

La surface de l'individu présente une aréolation en aires polygonales ayant, généralement, six et, quelquefois, cinq ou sept côtés.

Peu visible sur le vivant, cette aréolation devient beaucoup plus nette par l'action des réactifs colorants, en particulier de l'hématoxyline et du carmin qui colorent fortement les contours des aires polygonales.

Ce réseau polygonal représente, vues par la tranche, les cuticules, en apparence simples mais morphologiquement doubles, qui limitent, latéralement, la gelée périplastidienne de chaque cellule.

Chacune des aires polygonales de l'aréolation correspond ainsi à l'ensemble d'un plastide et de la gelée qui l'enveloppe.

Gelée obturatrice du phialopore

L'examen des bourgeons, même très développés, montre l'existence d'un phialopore nettement limité par les plastides qui, sur le reste de la sphère, sont contigus entre eux.

C'est la membrane gélifiée des cellules périphialoporiques qui obture le phialopore de la phialéa, en même temps que les colonnettes radiales comblent sa cavité phialocélienne.

La gelée obturatrice du phialopore, gelée qui est en réalité partie constituante des cellules périphialoporiques forme une aire claire dépourvue de plastides.

Cette aire a été vue par Klein (1889, p. 165) qui dit, sans doute par suite d'un lapsus, qu'elle se trouve au pôle qui est antérieur dans la locomotion. Elle a aussi été décrite, sous le nom de plateau polaire et figurée de profil, ce qui montre son relief, par Overton (1889, p. 7 et 30, pl.4, fig.26, Volvox aureus femelle examiné vivant).

La réduction de l'aire phialoporique, chez le Volvox globator

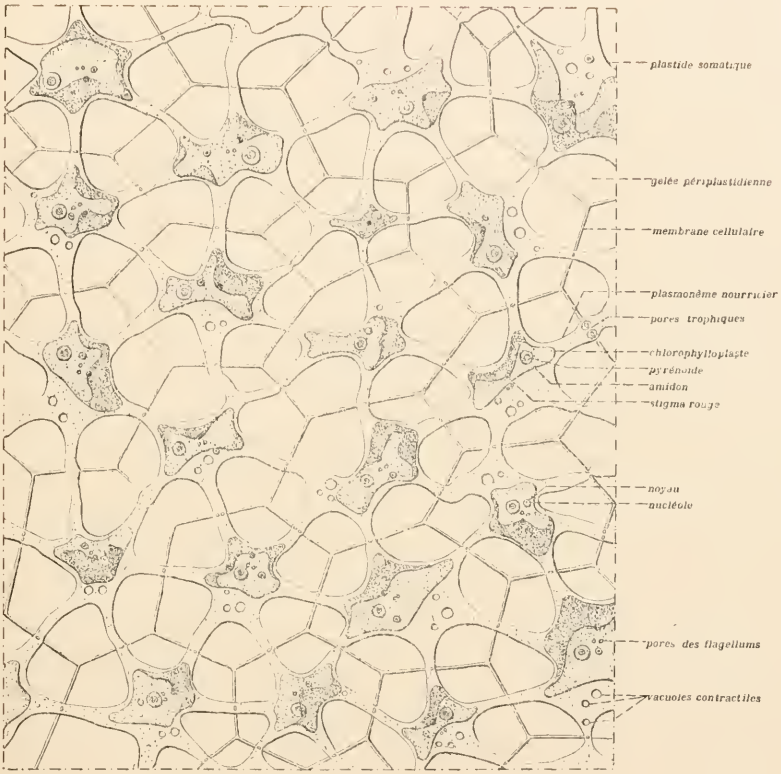

Fig. 3. — Volvox globator adulte. Coupe optique des plastides, un peu schématisée. Grossissement 1000.

ainsi que chez les individus asexués et chez les individus mâles du Volvox aureus, indique probablement que la fermeture du phialopore est, chez ces individus, plus précoce que chez le Volvox aureus femelle (fig.1 et 2, pôle phialoporique).

PLASTIDE SOMATIQUE

Forme du plastide somatique

Volvox globator. — Chez le Volvox globator (fig.1, 2, 3 p.35, 37 et 39; 6 p.45), le plastide somatique a une forme lenticulaire, la région centrale de la face distale du plastide se prolongeant en un cône dont le sommet porte les deux flagellums. De gros trophonèmes, élargis à leur base, partent, le plus souvent au nombre de 6, du pourtour de la partie lenticulaire.

Vu de face, le plastide se présente sous une forme étoilée dont les branches correspondent à celles des plastides voisins.

Volvox aureus. — Le plastide somatique du Volvox aureus adulte, vu par sa face latérale, est piriforme et, vu par sa face distale, circulaire (fig.4, p.41; 5, p.43; 7, p.47.) Il ne présente pas la forme étoilée du plastide du Volvox globator, parce que ses trophonèmes sont extrêmement fins et dépourvus d'élargissement basal.

Dimensions du plastide somatique

Volvox globator. — Chez le Volvox globator, le plastide, trophonèmes non compris, est extrêmement petit. Il peut ne mesurer que 3 μ; il a fréquemment 4 μ; il n'atteint que bien rarement 8 μ et ne dépasse guère un maximum de 9 μ.

On rencontre des individus, exceptionnellement gros, dont les plastides n'ont guère plus de 3 à 4 μ mais qui ont une gelée périplastidienne très épaisse.

Volvox aureus. — La grosseur du plastide somatique du Volvox aureus varie de 5 à 9 μ.

La variation de grosseur des plastides dépend surtout de l'âge de l'individu. Au début de l'été, par un temps chaud, ils deviennent plus petits en vieillissant, surtout chez les individus sexués et en particulier chez ceux qui sont producteurs d'oosphères (Klein, 1889, p.148).

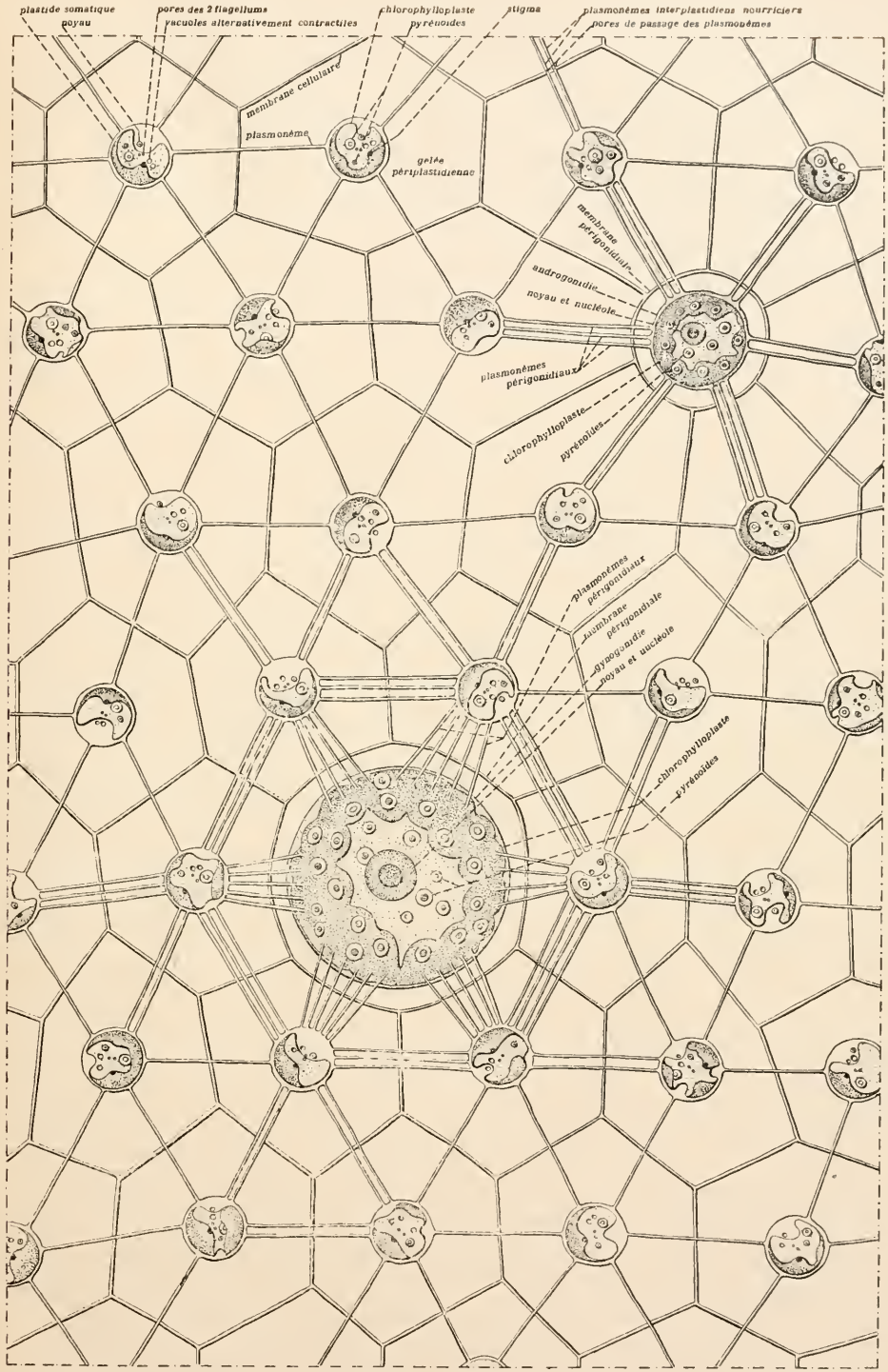

Fig. 4. — Volvox aureus adulte. Vue de face des plastides, un peu schématisée. Grossissement 1000.

Constitution du plastide somatique

Le plastide est la partie protoplasmique, vivante, logée dans l'épaisse gelée non vivante qui constitue l'enveloppe cellulaire.

Il présente exactement la constitution du Phytoflagellate Chlamydomonadine.

Il comprend les parties suivantes :

Un noyau,
Un endoplasme,
Un ectoplasme,
Une paire de flagellums,
Des vacuoles pulsatiles,
Un chlorophylloplaste,
Des pyrénoïdes,
Un stigma rouge,
Des plasmonèmes de liaison interplastidienne.

Ectoplasme

C'est à l'ectoplasme des plastides en contact qu'il faut attribuer la zone protoplasmique claire que l'on voit entre les plastides lorsque ces derniers sont encore nus, contigus et polyédriques dans le bourgeon qui vient de terminer ses bipartitions.

Les flagellums et leur racine sont une dépendance de l'ectoplasme ou plutôt d'une strate intermédiaire que l'on peut appeler le mésoplasme.

Endoplasme

L'endoplasme forme, de beaucoup, la partie principale du plastide. C'est dans sa masse que se trouve logé le noyau et que sont creusées les vacuoles pulsatiles.

Noyau

Le noyau du Volvox est très difficile à étudier.

Il est accompagné d'un gros nucléole.

Chlorophylloplaste

Chaque plastide possède un chromoplaste, qui est, ici, un chlorophylloplaste à nombreux grains de chlorophylle (fig.3, p.39; 4, p.41; 5, p.43; 6, p.45; 7, p.47; 10, p.83).

Le chlorophylloplaste consiste en une nappe qui semble occuper une situation tout à fait superficielle, mais qui, en réalité, se

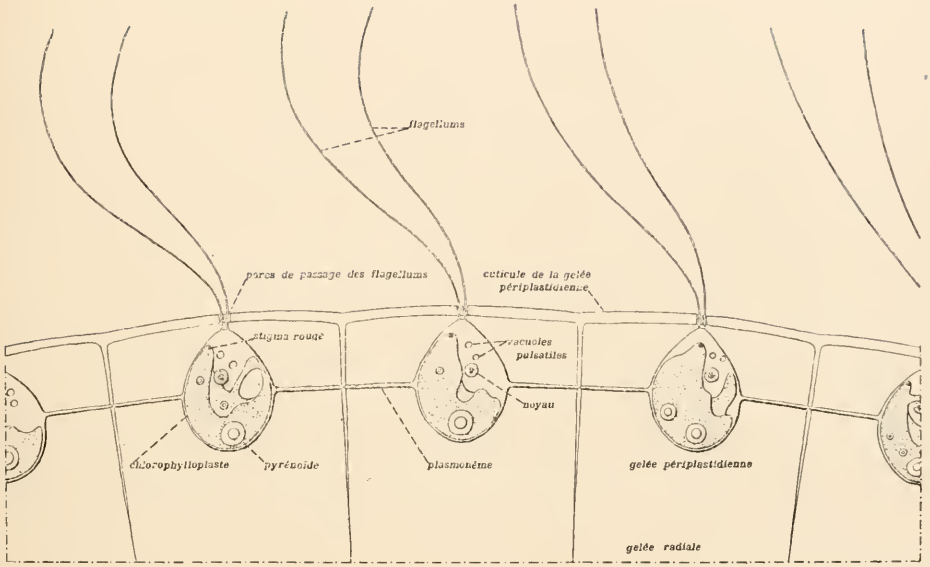

Fig. 5. — Volvox aureus. Cellules somatiques. Grossissement 2000.

trouve intercalée entre un ectoplasme extrêmement mince et l'endoplasme. Il doit être considéré comme une dépendance de ce dernier. Le chlorophylloplaste contient des pyrénoïdes et c'est sur une expansion qu'il émet vers l'extrémité effilée du plastide que se trouve situé le stigma.

Les chlorophylloplastes donnent à l'individu une coloration verte qui, lors de l'emploi de faibles grossissements, paraît être uniforme.

Cette coloration est plus foncée chez le Volvox globator que chez le Volvox aureus, parce que, dans la première espèce, la gelée périplastidienne est moins épaisse et parce que les trophonèmes contiennent des prolongements du chlorophylloplaste.

Chlorophylloplaste du Volvox globator. — Chez le Volvox globator (fig.3, p.39; 6, p.45), dans les plastides peu âgés, le chlorophylloplaste est parfois mal délimité et se prolonge dans les plasmonèmes.

Dans les plastides âgés, il devient petit et mieux délimité, mais il ne se prolonge plus dans les plasmonèmes (Klein 1889, p. 149).

On rencontre des individus de Volvox globator, exceptionnellement gros, à plastides très petits, très écartés, ayant de nombreuses vacuoles dans leurs plasmonèmes, chez qui les chlorophylloplastes sont si petits et si peu colorés que les plastides et tout l'individu ont une coloration relativement très claire. Ce sont des individus âgés, à plastides somatiques presque complètement épuisés.

Chlorophylloplaste du Volvox aureus. — Le chlorophylloplaste du Volvox aureus (fig.4, p.41; 5, p.43; 7, p.47), examiné sur le vivant ou sur des individus fraîchement fixés par l'acide osmique, a la forme d'une lame cupuliforme embrassant plus de la moitié postérieure de l'endoplasme chez les individus très jeunes.

Il émet, vers l'avant, un ou plusieurs prolongements dont l'un est toujours en rapport étroit avec le stigma. Ces prolongements sont parfois reliés entre eux par des trabécules transverses ou obliques.

Le chlorophylloplaste du Volvox aureus n'envoie pas de prolongements dans les plasmonèmes. Il est épaissi dans sa partie arrière et contient, là, un assez gros pyrénoïde entouré d'une

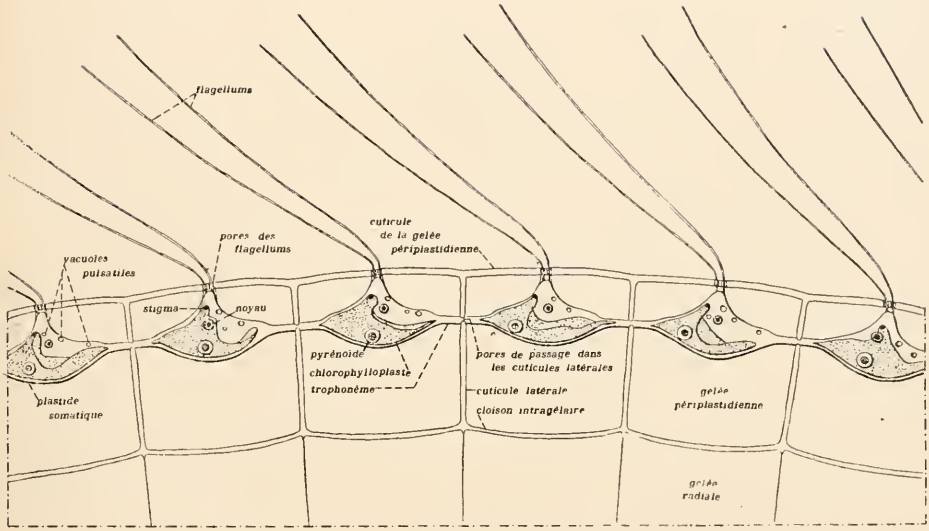

Fig. 6. — Volvox globator. Cellules somatiques. Grossissement 2000.

couche d'amidon. Il y a, de plus, deux ou trois petits pyrénoïdes qui peuvent se trouver logés dans les prolongements antérieurs du chlorophylloplaste.

Le chlorophylloplaste se contracte, s'épaissit et prend, par conséquent, une coloration plus foncée, lorsque l'éclairage devient faible.

Par suite de l'épuisement qui résulte de son activité nourricière, le chlorophylloplaste, comme d'ailleurs tout le protoplasme de la cellule, se réduit considérablement à mesure que l'âge de l'individu s'accroît. Cette réduction du chlorophylloplaste des plastides somatiques est particulièrement notable chez les individus producteurs d'oosphères (Klein 1889 p. 148). Le chlorophylloplaste forme d'abord une enveloppe presque complète. Ensuite, il se rétracte, n'embrasse plus guère que la moitié de l'endoplasme et, au moment de la maturation des oosphères, il est encore plus réduit. C'est à cette réduction si considérable qu'il faut attribuer le changement de coloration des individus producteurs d'oosphères qui, de verts, deviennent jaunâtres, et présentent ainsi une coloration qui tranche avec la couleur verte, foncée, de leurs oosphères.

Flagellums

Chacun des plastides est pourvu de deux flagellums locomoteurs égaux, de nature homogène, d'environ 25 μ de longueur. La gelée et sa cuticule, qui sont très minces dans la région des flagellums, livrent passage à ces derniers par deux pores circulaires.

Comme chez les Flagellates libres ou coloniaux, ces flagellums ont, de leur extrémité proximale à leur extrémité distale, une épaisseur sensiblement uniforme.

Ils ont un mouvement pendulaire qui peut être interprété, d'après Butchli, comme étant une ondulation dont la longueur d'onde serait plus grande que la longueur du flagellum.

Stigma

Chez les deux Volvox, il y a, non loin de la base des flagellums, un stigma, de couleur rouge, situé à l'extrémité d'une expansion du chromoplaste chlorophyllien dont il paraît être une dépendance.

Suivant leur situation, les plastides somatiques possèdent un stigma plus ou moins développé. Les plastides entourant le

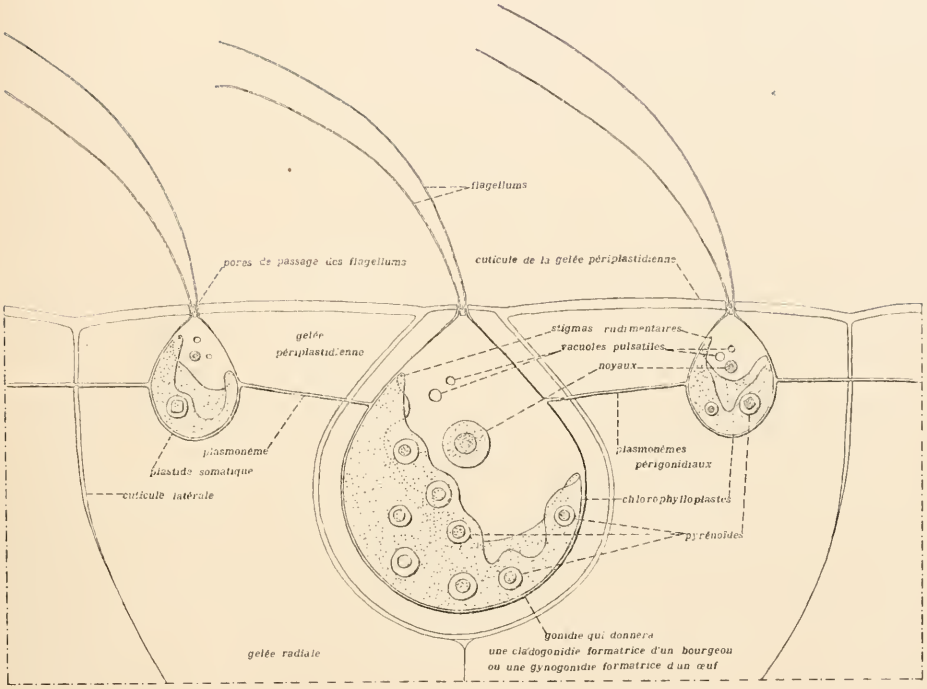

Fig. 7. — Volvox aureus. Gonidie et cellules somatiques périgonidiales. La gonidie donnera soit une cladogonidie qui se développera immédiatement en un bourgeon, soit une gynogonidie qui deviendra une oosphère. Grossissement 2000.

pôle qui est antérieur dans le mouvement de translation ont un stigma très gros et très fortement coloré. En allant vers l'équateur, on voit les stigmas s'atténuer de plus en plus et, au-delà de cette limite, ils disparaissent presque complètement ou, même, complètement, ne laissant, comme indice de leur emplacement, qu'une gouttelette huileuse incolore. Pour mettre bien en évidence le degré de coloration des stigmas, il faut employer l'éclairage d'Abbe sans diaphragmer.

Tandis que le chlorophylloplaste se réduit de plus en plus avec l'âge, surtout chez les individus producteurs d'oosphères, le stigma demeure, jusqu'à la fin, gros et bien apparent (Klein 1889, p.149).

Plasmonèmes

Les plastides constitutifs de l'individu sont réunis entre eux par des filaments qui constituent des liaisons protoplasmiques et donnent à l'ensemble plastidien un certain caractère syncytial. Ces filaments sont formés surtout d'endoplasme et leur rôle est principalement trophique. Nous les appellerons plasmonèmes ou trophonèmes (fig.1, 2, 3, p.35, 37 et 39; 4, p.41; 5, p.43; 6, p.45; 7, p.47; 10, p.83).

La propagation ondulatoire des mouvements des flagellums semble indiquer qu'il y a, de plastide à plastide, une certaine conduction d'influx. S'il en est réellement ainsi, on peut supposer que les plasmonèmes d'union des plastides comprennent un mince revêtement externe cetoplasmique conducteur.

Plasmonèmes du Volvox globator

Les plasmonèmes du Volvox globator sont bien nets, à des grossissements modérés. Ils ont été souvent figurés (Cohn, 1875, fig.1 et 7; Klein, 1889, fig.1 et 2; Overton, 1889, fig.4, 5, 6 et 16; Klein, 1890, fig.6, 9, 10, 11, 12, 37, 40 et 50; Arthur Meyer, 1896, pl.8, fig. V à Y).

Leur nombre, par plastide, est, en général, de six, quelquefois de cinq ou de sept. Les plasmonèmes du Volvox globator sont beaucoup plus gros que ceux du Volvox aureus. Ils sont, de plus, notablement élargis à leur base, et c'est ce qui donne au plastide l'aspect étoilé qui est caractéristique de l'espèce.

Le chlorophylloplaste envoyant un prolongement dans chaque plasmonème, il est probable que la section transversale de ce dernier est formé d'endoplasme partiellement entouré d'une couche annulaire de protoplasme chlorophyllien, ce dernier étant, lui-même, entouré d'une mince couche externe d'ectoplasme.

Cribellum du plasmonème. — Les canaux intragélaires qui logent les plasmonèmes se présentent comme étant des canaux en cul-de-sac qui se correspondent de cellule à cellule (Cohn, 1875, p. 12). Si la cloison qui sépare les fonds des culs-de-sacs était imperforée, les plasmonèmes arriveraient seulement au voisinage les uns des autres et les échanges ne pourraient s'effectuer que par osmose au travers d'une cloison mince et perméable.

En réalité, comme l'a montré Arthur Meyer (1896, pl.8, fig. V, W, X) la cloison qui sépare le canal du plasmonème en deux parties appartenant respectivement aux deux plastides contigus, est un crible à nombre d'orifices très faible. Sur le vivant, on voit, dans la cloison séparatrice, une différenciation qui se présente avec l'apparence de deux à quatre grains réfringents, séparés entre eux par des parties non réfringentes. Dans les préparations bien fixées par l'acide osmiques et colorées à la fuchsine acide étendue ou au violet de méthylène, le plasmonème prend une coloration rougeâtre et, dans la cloison moyenne du canal, cloison qui se colore aussi, on voit une différenciation ayant l'apparence de deux à quatre grains d'un rouge foncé. Par analogie avec la cellule des végétaux supérieurs, ces grains de couleur foncée doivent probablement être interprétés comme étant formés par le protoplasme qui remplit les orifices d'un crible. Ce protoplasme, de nature spéciale et particulièrement colorable, conserve, entre les plastides adultes, la continuité de la liaison protoplasmique qui a été respectée par les bipartitions.

Plasmonèmes du Volvox aureus

Les plasmonèmes du Volvox aureus ont été décrits et figurés par Klein (1889, p. 149, fig.5, 6 et 26, pl.XII; 1890, fig.2, 24, 41, 44 et 48), par Overton (1889, p. 22, pl.I, fig.1 et 9), et par Arthur Meyer (1896, fig. B à U).

Ils consistent en filaments ou faisceaux de filaments extrêmement fins, non élargis à leur base. Ils ne reçoivent aucun prolongement du chlorophylloplaste.

Les plasmonèmes du Volvox aureus, étant à peu près de la grosseur des flagellums et étant entourés de gelée, sont difficiles à voir. On ne peut arriver à les mettre en évidence qu'après fixation, coloration et emploi de forts grossissements.

D'après Overton (1889, p.14), les fins plasmonèmes du Volvox aureus présentent des varicosités peu reconnaissables sur le vivant, mais que la picronigrosine rend bien visibles. Ces varicosités contiendraient des grains d'amidon amenés par les mouvements intraprotoplasmiques du plasmonème.

Cette présence de varicosités et d'inclusions d'éléments de réserve dans les plasmonèmes a été contestée. Il est possible que ce soient des produits artificiels. C'est l'opinion d'Arthur Meyer (1896, p.195). Les plasmonèmes du Volvox aureus, lorsqu'ils sont bien fixés, présentent toujours un aspect homogène et linéaire.

Chez le Volvox aureus, où les plasmonèmes et leurs canaux sont extrêmement ténus, on ne parvient pas, même aux plus forts grossissements, à reconnaître un crible semblable à celui qui existe chez le Volvox globator. Cependant, comme sous l'action coagulante et contractive de certains réactifs (solution alcoolique d'iode très étendue d'eau, Klein 1889, p.159) on obtient, de même que chez le Volvox globator, une rupture de continuité, au milieu de la longueur du plasmonème, on peut supposer qu'il y a là, au droit de la membrane intragélaire séparative des cellules, une section de moindre résistance, créée par un bourrelet interne, bourrelet par lequel le canal, déjà si étroit, serait encore rétréci. Ce rétrécissement constituerait, pour ainsi dire, un crible réduit à une seule perforation.

Nombre des plasmonèmes chez le Volvox aureus. — Sur l'hémisphère sensitif, où les stigmas sont très développés, le plastide somatique envoie généralement un plasmonème vers chacun des plastides somatiques qui l'entourent. Il y a par conséquent, en général, de cinq à sept plasmonèmes, le plus souvent six, autour de chaque plastide somatique.

Sur l'hémisphère gonidio-trophique, au lieu d'un, il peut y avoir deux ou trois plasmonèmes entre deux plastides somatiques et, dans les régions périgonidiales, il peut y en avoir trois ou quatre.

Plasmonèmes périgonidiaux

Les plasmonènes sont beaucoup plus nombreux autour des gonidies qu'autour des plastides somatiques.

Tandis que le plastide somatique du Volvox globator n'est, en général, entouré que de six de ses congénères et ne comporte que le même nombre de plasmonèmes, c'est-à-dire un pour chacun des plastides voisins, le plastide gonidial est entouré d'une couronne de huit à douze plastides somatiques, et, à raison d'un par plastide, d'un nombre égal de plasmonèmes.

Chez le Volvox aureus, chacun des plastides somatiques d'une couronne périgonidiale envoie à la gonidie un faisceau formé d'un nombre de plasmonèmes qui varie de 3 à 6, s'il s'agit d'une cladogonidie, de 2 à 4, s'il s'agit d'une gynogonidie, et qui est en général de 2, s'il s'agit d'une androgonidie.

Cela conduit ,comme nombres maxima de plasmonèmes périgonidiaux chez le Volvox aureus à :

environ 40 pour la cladogonidie;
environ 30 pour la gynogonidie;
environ 20 pour l'androgonidie.

Ces nombres maxima sont, toutefois, rarement atteints.

Les plasmonèmes qui unissent une couronne périgonidiale de plastides somatiques avec une gonidie sont de même nature qui ceux qui unissent les plastides somatiques entre eux.

Chez les deux Volvox, lorsque la gonidie s'accroît, elle trouve à se loger, non pas en écartant les plastides somatiques qui l'entourent et au niveau desquels elle se trouvait primitivement placée, mais en s'enfonçant en profondeur. Ses plasmonèmes suivent ce mouvement de plongement en prenant une certaine inclinaison.

Lors du développement de la cladogonidie en un méride-bourgeon ou de l'androgonidie en un méride colonial spermien, les plasmonèmes de la gonidie se répartissent sur les plastides périphialoporiques du nouveau méride, et ce dernier reste ainsi relié à la couronne des plastides périgonidiaux nourriciers.

Les plasmonèmes périgonidiaux continuent à remplir, d'une façon particulièrement active, la fonction de nourrissement du jeune méride issu de la gonidie. Ils remplissent cette fonction jusqu'au moment où le méride est sur le point d'avoir atteint le degré de croissance qu'il est apte à acquérir dans l'intérieur de l'individu qui a formé la gonidie dont il dérive.

Mode de formation des plasmonèmes

Aussi bien dans l'embryon issu de l'œuf que dans le bourgeon issu de la cladogonidie, les plastides résultant des bipartitions restent dépourvus d'enveloppe cellulaire et demeurent en contact les uns avec les autres jusqu'au moment où ils ont atteint leur nombre définitif. Les bipartitions successives respectent des liaisons interplastidiennes, probablement de nature ectoplasmique et endoplasmique, qui constituent les initiums des plasmonèmes.

Lorsque la gelée périplastidienne s'épaissit par formation de strates successives, puis par un gonflement ultérieur de ces strates, les plastides s'écartent les uns des autres. Ils allongent, en même temps, leurs plasmonèmes, ces derniers restant logés à l'intérieur de canaux qu'ils se réservent dans la gelée.

Chez le Volvox aureus les plasmonèmes sont, dès leur apparition, très fins et de grosseur à peu près uniforme.

Chez le Volvox globator, les liaisons entre les plastides venant de terminer leurs bipartitions et encore contigus, sont groupées par petits faisceaux de deux, trois ou quatre filaments. Au moment où les premières strates de la membrane apparaissent, elles forment des cribellums qui livrent passage à ces faisceaux. Mais, ensuite, chaque faisceau soude ses brins en un cordon unique, en sorte que c'est un canal simple et relativement large qui fait suite au cribellum.

Vacuoles pulsatiles

Les vacuoles pulsatiles sont primitivement situées, chez les Flagellates, du côté opposé aux flagellums.

Mais, chez le Volvox, cet emplacement est devenu défavorable, et cela a déterminé le transport des vacuoles pulsatiles vers l'avant. Le liquide d'excrétion, n'a ainsi, pour arriver à l'extérieur, qu'un court trajet à effectuer.

Il est possible que le liquide excrété par les vacuoles contractiles se fraye un passage entre le plastide et la gelée périplastidienne et qu'il sorte par les pores flagellaires.

Les vacuoles pulsatiles du Volvox sont semblables à celles des Flagellates libres et à celle des zoospores des Algues.

Volvox globator. — Chez le Volvox globator, il y a de deux à six, généralement quatre, vacuoles pulsatiles, à pulsations non rythmiques. Les vacuoles sont situées immédiatement au-des-

sous de l'ectoplasme qui forme une mince enveloppe autour de l'endoplasme. Elles soulèvent l'ectoplasme au moment de la diastole. Elles sont très souvent situées à la base des plasmonèmes et parfois même dans leur intérieur (Klein, Claparède, Lachmann).

Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, il y a, à la base de la partie antérieure effilée du plastide, deux vacuoles pulsatiles. Leurs pulsations ne sont pas concordantes.

Organes

On peut, d'après le degré de complexité de l'Etre auquel ils appartiennent, classer les organes en trois catégories :

1. Les organelles ou plasmorganes,
2. Les organes simples ou monomérisés,
3. Les organes composés ou polymérisés.

Plasmorganes. — Chez le Protobionte, l'individu est formé d'un seul plastide. Chez lui, l'organe consiste en une portion déterminée du protoplasme, telle, par exemple, que le chromatophore, le stigma, le flagellum. Ces organes peuvent être appelés plasmorganes ou organelles.

Organes simples. — Chez le Métabionte simple, chez le Rotifère par exemple, l'individu est formé d'un ensemble plastidien qui constitue un seul méride. Chez lui, l'organe consiste en un groupe bien déterminé de plastides. C'est, par exemple, le centre nerveux, ou l'organe excréteur, ou la gaîne ovarique, ou le tube digestif.

Ces organes sont des organes simples.

Au point de vue phylogénétique, l'organe simple provient d'un groupe de plastides dont les divers plasmorganes, primitivement tous fonctionnels, ont régressé par défaut d'emploi, sauf l'un d'entre eux qui s'est, au contraire, tout particulièrement développé par continuité d'usage et s'est de plus en plus différencié par adaptation aux circonstances.

Organes composés. — Chez le Métabionte composé, l'individu est formé par la réunion d'un groupe de mérides. Chacun de ces mérides possède, plus ou moins modifiés, ses organes ancestraux qui sont, encore, des organes simples. Ce sont, par exemple, le centre nerveux, la chambre cardiaque et l'organe excréteur du

métamère de l'Annélide; le centre nerveux, la chambre cardiaque, le bouquet trachéen du métamère du Trachéate.

Mais, de même que l'individu est, ici, un composé formé de l'assemblage de plusieurs mérides, de même l'organe peut devenir un assemblage de plusieurs organes simples, c'est-à-dire un organe composé. Chez le Trachéate, la chaîne des centres nerveux, le vaisseau dorsal et le système trachéen sont des exemples d'organes composés.

Souvent, l'organe primitivement assez homogène se complique par dissociation fonctionnelle. C'est ainsi que le tube digestif du Rotifer, qui était, primitivement, un organe à fonction assez uniforme, présente, maintenant, un pharynx, une paire de glandes gastriques, un estomac, une ampoule rectale. Ces diverses parties s'étant adaptées, par division du travail, à des rôles différents, peuvent être considérées comme étant devenues des organes distincts.

Ebauches d'organes simples chez le Volvox

Dans le genre Volvox, genre dans lequel l'individu est un méride unique et a, par conséquent, la valeur d'un Métaphyte simple, les plastides ont tous conservés les plasmorganes du Phytoflagellate ancestral; ces plastides montrent, cependant, deux différenciations qui, bien que graduées, sont suffisamment nettes pour représenter une ébauche d'organe.

La calotte stigmatique est l'ébauche d'un vaste organe visuel dorsal, correspondant aux organes sensitifs dorsaux des Métazoaires simples, ou à ceux des métamères des Métazoaires composés linéaires. La calotte phialoporique est l'ébauche d'un organe génito-trophique dont la situation est homologue de celle de l'endoderme de la dépula et de la gastrula des ontogénèses animales.

GONIDIUM DE L'INDIVIDU

La gonidie du Volvox est un plastide qui, au moment de son apparition, est identique au jeune plastide qui donnera un plastide somatique, mais qui est précocement et définitivement soustrait, au moins dans une partie de son protoplasme, à l'adaptation somatique.

C'est un plastide initial apte à subir un développement qui, partant du stade cytéa et passant par les stades plakéa et phialéa, conduit au stade phytoblastéa qui n'est pas dépassé. Cette blastéa, sphérique ou ellipsoïdale, est un méride-bourgeon, lorsqu'elle provient d'une cladogonidie, un méride-embryon, lorsqu'elle provient d'une gynogonidie transformée en oosphère, un méride colonial spermien, lorsqu'elle provient d'une androgonidie. Il faut remarquer toutefois que, suivant les circonstances, le méride colonial spermien peut atteindre réellement le stade blastea ou parachever sa maturation sans dépasser le stade ancestral plus primitif de plakéa. Chez le Volvox, les gonidies peuvent avoir des parties fonctionnelles condamnées à mourir (ectoplasme, flagellums, chlorophylloplaste, pyrénoïdes, stigma), mais elles contiennent, soustraite à toute adaptation, une certaine portion de protoplasme spécifique intact, portion qui est, qualitativement et quantitativement, suffisante pour donner à la gonidie l'aptitude à se développer en un nouveau méride ou à prendre directement part au développement d'un nouveau méride.

Le gonidium du méride et, par conséquent, chez le Volvox, le gonidium de l'individu, est l'ensemble de ses gonidies.

Non-existence d'individus exclusivement somatiques, — Chez le Volvox, il n'y a, en outre du méride colonial spermien, qui est exclusivement gamétigène, que des mérides gonidio-somatiques. Comme il a été dit ci-dessus, il n'y a pas de méride exclusivement somatique. Les gros individus qui ne produisent ni bourgeons, ni gamètes sont, en réalité, des mérides producteurs de cladogonidies ; mais ces dernières ont subi un arrêt de développement précoce. Les plastides somatiques disposant dans ce cas, pour eux-mêmes, de toute leur activité trophique, deviennent exceptionnellement gros.

De tels individus, en apparence purement somatiques, ont été observés par Klein (1890, p.42) au milieu d'octobre, dans une peuplade qui ne comprenait que des individus producteurs de cladogonidies.

Minimum et maximum de l'importance relative du gonidium. — Sans aller jusqu'à une atrophie totale, le gonidium peut se réduire en tout et pour tout, à un seul plastide qui peut être soit une cladogonidie formatrice d'un bourgeon unique, soit une gynogonidie formatrice d'une seule oosphère (Klein, 1889, p.180).

Inversement, la différenciation somatique peut respecter un nombre relativement très grand de plastides initiaux. Chez le Volvox aureus, les androgonidies de l'individu mâle, de la forme dite sphérosirienne, fournissent le nombre maximum de gonidies. Ce nombre qui, en général, ne dépasse pas la moitié du nombre des cellules somatiques, peut arriver, quelquefois, à égaler ce nombre et donner, par exemple, une centaine d'androgonidies dans un petit individu ne comprenant, en tout, que deux cents plastides.

Différenciation du gonidium en cladogonidium et gamétogonidium

Les plastides initiaux ou gonidies, mis en réserve par le méride sont aptes, suivant les circonstances, à suivre deux voies bien différentes. Dans la première, ils deviennent des cladogonidies; dans la seconde, ils deviennent des gamétogonidies.

Cladogonidium

Il y a, chez le Volvox, des plastides initiaux qui, sans subir la différenciation sexuelle, conservent, intactes, leurs propriétés végétatives et se trouvent ainsi en mesure de reproduire, directement et rapidement, un individu nouveau. Ce sont des plastides initiaux de bourgeons qui peuvent être appelés cladogonidies. Leur ensemble, chez un individu, constitue le cladogonidium.

Le protoplasme cladogonidien est du protoplasme spécifique intact qui provient, directement, chez l'individu initial, ou indirectement, chez les autres individus, du protoplasme de l'œuf.

Le plastide initial que nous appelons cladogonidie est généralement appelé parthénogonidie.

Cette dernière dénomination est défectueuse parce que la véritable parthénogénèse comporte :

1° La différenciation sexuelle femelle, qui fait du plastide initial un gynogamète ou oosphère;

2° L'aptitude de ce gynogamète à se développer, éventuellement, en un embryon, exactement comme une oosphère fécondée;

3° L'occurence de conditions spéciales aptes à déterminer ou permettre ce développement.

La véritable parthénogonidie serait donc, chez le Volvox,

l'œuf parthénogénétique, c'est-à-dire l'oosphère lorsque les circonstances amènent son développement parthénogénétique.

En fait, le plastide initial que l'on appelle généralement parthénogonidie et que nous appelons cladogonidie est une gonidie purement végétative, qui n'a subi aucune différenciation sexuelle. Elle se développe en un nouveau méride qui est, pendant son ontogénèse proprement dite, un véritable bourgeon. Ce bourgeon reste en continuité protoplasmique avec l'individu producteur et est nourri par lui. Ce n'est, en réalité, que le plastide initial d'un simple rameau du méride formateur.

Gamétogonidium

Les gamétogonidies du Volvox sont les plastides initiaux des gamètes. Elles subissent, comme cela avait déjà lieu chez le Flagellate ancestral, une certaine modification de quelques-unes de leurs parties constituantes.

Il est bien probable que, chez le Volvox, la gonidie est d'abord un plastide initial indifférent et que ce sont les circonstances rencontrées qui le déterminent à entrer précocement dans la voie qui en fera une cladogonidie ou dans celle qui, lui imposant l'une des deux coordinations qui correspondent à la différenciation sexuelle, en fera une gamétogonidie.

L'ensemble des gamétogonidies d'un individu constitue son gamétogonidium.

Androgonidium et Gynogonidium

La gonidie qui entre dans la voie de la différenciation sexuelle devient, suivant le sens de sa différenciation, soit une gamétogonidie mâle ou androgonidie, soit une gamétogonidie femelle ou gynogonidie. L'androgonidie donne une colonie d'androgamètes ou spermatozoïdes. La gynogonidie se transforme en un seul gynogamète ou oosphère qui, exceptionnellement apte à se développer parthénogénétiquement, est, normalement, apte à se développer après son union avec un spermatozoïde.

Le gamétogonidium peut être unisexué, c'est-à-dire formé exclusivement de gonidies d'un seul sexe, ou hermaphrodite, c'est-à-dire formé de gonidies des deux sexes.

Précocité de la différenciation des gonidies

Chez le Volvox, tous les mérides ou individus produisent des plastides initiaux ou gonidies de l'une ou de plusieurs des trois sortes : cladogonidie, gynogonidie et androgonidie.

Ces plastides initiaux se différencient des plastides somatiques d'une façon précoce. Ils deviennent, en effet, nettement distincts de ces derniers très peu de temps après que le méride ou individu dont ils font partie a acquis, par l'achèvement de ses bipartitions, son nombre définitif de plastides, c'est-à-dire assez notablement avant que le méride ne soit apte à mener une vie libre.

Volvox globalor. — Chez le Volvox globator, l'accroissement de volume, accroissement qui constitue le phénomène le plus apparent de la différenciation gonidiale, a lieu avant que les plastides n'aient encore commencé à s'écarter les uns des autres (fig.1, p.35).

Klein (1890, p.49, pl.2, fig.1) a représenté une portion de la région gonidiale d'un gros bourgeon monoïque protérandrique de 230 à 250 μ, ayant acquis ses flagellums et prêt à se libérer. Tous ses plastides somatiques sont encore polygonaux et en contact les uns avec les autres. Ils ne sont séparés que par une mince membrane non encore gélifiée. Quant aux gonidies, qui sont ici, toutes, des gamétogonidies, elles sont déjà relativement grosses, bien arrondies et nettement différenciées. A ce moment, les plastides somatiques ont de 5 à 6 μ, les gynogonidies 9 μ, les androgonidies 15 μ.

Volvox aureus. — Contrairement à ce qui a lieu chez le Volvox globator, la différenciation des gonidies n'a lieu, chez le Volvox aureus, qu'après que les plastides ont commencé à s'écarter les uns des autres.

Ressemblance initiale du plastide gonidial avec un plastide somatique

Jusqu'à l'achèvement des bipartitions qui donnent le nombre définitif des plastides, ces derniers sont, tous, semblables entre eux. Aucun caractère ne permet, tout d'abord, de distinguer les plastides qui vont devenir des plastides somatiques d'avec ceux qui se soustrairont à l'épuisement fonctionnel et deviendront des plastides gonidiaux.

Mais, quelque temps après l'achèvement des bipartitions, avant la libération du bourgeon, chez le Volvox globator, après, chez le Volvox aureus, les gonidies se différencient des plastides somatiques par leur volume, par leur aspect et par l'accroissement de leur noyau, mais sans présenter immédiatement des caractères intrinsèques permettant de décider si la gonidie donnera une cladogonidie ou une gynogonidie ou une androgonidie.

Localisation des gonidies

Les gonidies des trois sortes sont toujours localisées sur une vaste calotte qui a le phialopore pour sommet et qui peut être dénommée calotte gonidiale ou gonidio-trophique.

Elles font toujours défaut sur la calotte complémentaire, généralement plus petite, qui a le pôle sensitif pour sommet.

La calotte gonidiale peut se limiter à l'hémisphère du pôle phialoporique, mais, en particulier, chez le Volvox aureus, elle peut dépasser notablement l'équateur, au point d'occuper les deux tiers, ou les trois quarts (Volvox aureus mâle sphérosirien) ou, même, une portion encore plus grande (Volvox aureus mâle endosphérosirien) de la blastéa.

Cette localisation des plastides initiaux sur la calotte phialoporique a été méconnue par plusieurs observateurs. La raison donnée par Klein (1889, p.179), comme explication de cette erreur, est que le centre de gravité de l'individu ne coïncide pas avec son centre de figure. L'hémisphère gonidial, qui est plus lourd que l'hémisphère opposé, par suite de la présence des gonidies, se place toujours en bas dans les préparations. Il en résulte que les cladogonidies, les androgonidies et les gynogonidies, de même que les bourgeons, les mérides spermiens et les oosphères, se trouvent également répartis dans l'intérieur du contour apparent du méride observé.

Chez le Volvox aureus, la forme mâle sphérosirienne a son gonidium localisé sur une calotte qui occupe les deux tiers de la blastea. Cette localisation est, en général, assez facile à constater parce que les individus, ayant souvent une forme ellipsoïdale, ont, malgré la situation excentrique de leur centre de gravité, une certaine tendance à se coucher sur le flanc dans les préparations (Klein, 1889, p.179).

Variabilité de la composition du gonidium de l'individu

Les conditions extérieures, nécessaires et suffisantes à l'évolution ontogénétique du Volvox sont assez complexes et sont comprises entre des limites assez resserrées.

Les variations de ces conditions, en tant qu'elles ne sont pas destructrices, n'influent pas notablement sur la constitution du soma qui est, simplement, plus ou moins volumineux et formé de plastides plus ou moins gros, suivant que les conditions de nutrition sont plus ou moins favorables. Par contre, elles influent considérablement, surtout chez le Volvox aureus, sur la composition du gonidium.

C'est ce qui explique que, au même moment, et dans une même région, on trouve des peuplades très différentes les unes des autres sous le rapport de la composition du gonidium.

La réduction du nombre des individus femelles peut aller jusqu'à leur disparition complète, en sorte que le sexe mâle devient totalement inutilisé. C'est ainsi que Klein (1890, p.84) a observé, pendant trois semaines, une nombreuse peuplade de Volvox aureus qui s'est montrée composée de 95 pour cent d'individus asexués et de 5 pour cent d'individus mâles, du type normal, dit sphérosirien, avec absence totale d'individus hermaphrodites ou femelles.

Klein (1890, p.84) n'a jamais rencontré de peuplade de Volvox aureus ne contenant, en fait d'individus sexués, que des femelles pures. Si les mâles purs font totalement défaut, la presque totalité des individus producteurs de cladogonidies et des individus producteurs de gynogonidies sont, en même temps, producteurs d'un petit nombre d'androgonidies.

Dans les peuplades très riches en individus femelles, mais chez lesquelles les individus producteurs de bourgeons et les individus producteurs d'oosphères sont totalement dépourvus de colonies spermiennes, il y a, presque toujours, au moins un petit nombre de mâles purs, car on constate que les oosphères sont fécondées et se transforment en œufs enkystés.

Ces mâles purs qui, dans les cas normaux, sont relativement peu nombreux, peuvent, dans les cas extrêmes, arriver à être très rares et très difficiles à rencontrer; mais, vu leur richesse en colonies de spermatozoïdes, un bien petit nombre de ces mâles suffit pour assurer la fécondation de la presque totalité des oosphères.

Chez le Volvox globator, Klein n'a rencontré qu'une seule fois une peuplade réellement dépourvue d'individus mâles. Les individus femelles y étaient extrêmement nombreux, mais toutes leurs oosphères demeurèrent non fécondées.

CLADOGONIDIUM DU VOLVOX

DIFFÉRENCIATION DES CLADOGONIDIES

Les cladogonidies sont des plastides qui se distinguent en ce que :

1° Ils n'entrent pas dans la voie de la différenciation somatique et conservent, intacte, une forte portion de protoplasme spécifique apte à la multiplication par bipartition;

2° Ils ne subissent pas la différenciation sexuelle.

La cellule embryonnaire de la cladogonidie et la cellule embryonnaire de la cellule somatique sont primitivement identiques. Chez le Volvox globator, les cladogonidies commencent à se différencier, dans le bourgeon, immédiatement après que ce dernier a atteint le nombre définitif de ses plastides. Il en résulte qu'elles sont déjà bien différenciées et peuvent aisément être dénombrées dans le bourgeon encore inclus dans l'individu qui l'a produit.

Etat des cladogonidies au moment où les plastides somatiques commencent à s'écarter les uns des autres

Au moment où les plastides constitutifs du jeune bourgeon ont commencé à s'écarter les uns des autres, par suite de la formation de leur gelée périplastidienne, la cladogonidie présente, chez le Volvox aureus (Overton, 1889, p.16), les caractères suivants :

Par sa grosseur, pouvant dépasser 26 μ, elle se distingue très nettement des plastides somatiques voisins.

Elle possède deux vacuoles à pulsations alternatives.

Son chlorophylloplaste est bien coloré en vert. Il est parfois aréolé polygonalement par suite d'épaississements correspondant aux pyrénoïdes régulièrement répartis, au nombre d'une trentaine, dans son épaisseur. Ces pyrénoïdes sont entourés, chacun, d'une couche d'amidon.

La cladogonidie possède deux flagellums qui disparaissent au moment où ses bipartitions sont sur le point de commencer. Les orifices qui leur livraient passage restent encore visibles après les premières divisions.

Cladogonidie mature prête à se diviser

Chez le Volvox globator, la cladogonidie qui est sur le point de se diviser ressemble beaucoup, à sa dimension près, aux plastides somatiques qui l'entourent. Elle est réunie à ces derniers par un nombre relativement considérable de plasmonèmes nourriciers.

Elle possède six à huit vacuoles pulsatiles situées à la base de ses plasmonèmes (Klein, 1890, p. 45).

Dimensions des cladogonidies

Chez le Volvox globator, les cladogonidies matures, prêtes à se diviser, atteignent une grosseur double (15 à 18 μ) de celle des plastides somatiques adultes (6 à 9 μ).

Chez le Volvox aureus, elles ont de 15 à 30 μ, généralement de 20 à 25 μ. Elles sont, par conséquent, environ 4 fois plus grosses que les plastides somatiques qui ont, à ce moment, de 5 à 7 μ.

Nombre des cladogonidies chez l'individu asexué

Chez le Volvox globator, le nombre des cladogonidies est le plus souvent de 8.

Chez le Volvox aureus, ce nombre varie généralement de 4 à 16.

Localisation des cladogonidies et des bourgeons

Les cladogonidies sont localisées sur l'hémisphère phialoporique et ne se rencontrent qu'exceptionnellement à une distance quelque peu notable au delà de l'équateur.

Le nombre des bourgeons étant fréquemment un multiple de quatre et leur écartement étant, en général, assez régulier, on peut supposer qu'il y a un rapport entre le nombre et la situation des cladogonidies, d'une part, et la division morphologique du méride en quatre quadrants, d'autre part.

Chez le Volvox globator, le nombre des bourgeons étant presque toujours de 8, cela ferait 2 par quadrant. Il est probable, toutefois, que le nombre des jeunes cladogonidies est notablement plus considérable et qu'il peut dépasser une trentaine, soit en-

viron, 8 par quadrants. Ce serait par suite d atrophies, résultant du pouvoir trophique limité du soma, que ce nombre se réduirait presque toujours à 2.

Chez le Volvox aureus, le nombre total des bourgeons est souvent de 4, ou de 8 ou de 12 ou, au maximum, de 16, nombres correspondant respectivement à 1, 2, 3, et 4 par quadrants.

Membrane de la cladogonidie

La cladogonidie sur le point de se diviser (Volvox tertius, Arthur Meyer, 1896, p.191) s'entoure d'une membrane dans l'intérieur de laquelle s'effectuera le développement.

Cette membrane s'accroît, par suite d'une gélification incomplète, et cela lui permet de suivre la croissance du bourgeon.

DÉVELOPPEMENT DE LA CLADOGONIDIE EN BOURGEON

Les cladogonidies commencent à se diviser, quelquefois, immédiatement avant ou, plus souvent, immédiatement après la libération du jeune individu auquel elles appartiennent.

Le résultat de la division est un jeune méride qui, restant anatomiquement et physiologiquement relié à l'individu qui l'a produit a, par rapport à ce dernier, la valeur d'un bourgeon.

En même temps qu'il multiplie le nombre de ses plastides, le bourgeon, largement nourri par la voie des plasmonèmes, accroît rapidement son volume.

Premiers stades du développement du bourgeon

Division des noyaux

La cladogonidie du Volvox aureus contient un volumineux noyau rond, pourvu d'un gros nucléole. Ce dernier est très colorable mais les autres parties du noyau le sont beaucoup moins.

Lorsque la cladogonidie se développe en un jeune bourgeon, on constate que la bipartition des noyaux est accompagnée d'une dissolution de leurs nucléoles. Il y a, de plus, formation de filaments dont la présence indiqu que le processus de la division rentre dans la catégorie des divisions indirectes. Les bipartitions s'effectuent rapidement et simultanément dans tous les plastides du bourgeon en voie de développement (Overton 1889, p.19, pl.3, fig.18).

Doublement du nombre des vacuoles

Chez le Volvox aureus, Overton (1889, p. 19) a constaté qu'avant chaque division plastidienne, le nombre des vacuoles contractiles est passé de deux à quatre. Il en résulte, qu'après la division, chaque plastide possède le nombre normal de deux vacuoles. Cela se voit bien nettement jusqu'au stade de 8 cellules. Overton n'a pu vérifier si cette multiplication des vacuoles se fait par division ou par néoformation, mais il pense que c'est plutôt par ce dernier mode.

Ectoplasme des jeunes plastides

Tant que les bipartitions n'ont pas pris fin, les plastides sont dépourvus de membrane. La couche périphérique du plastide qui, sur le vivant, est plus claire, et, dans les préparations colorées, plus foncée que le reste du plastide, représente son ectoplasme c'est-à-dire le cytoplasme qui formera, plus tard, la cuticule extensible externe et la gelée intercalée entre cette cuticule et le plastide.

Liaison des plastides entre eux

Au lieu de prendre la forme arrondie normale des plastides libres, les plastides du jeune bourgeon en voie de développement sont serrés les uns contre les autres et présentent un contour polygonal.

Ce serrage est dû surtout à l'existence des liaisons protoplasmiques qui constituent les initiums des futurs trophonèmes.

Stade de deux plastides

Le premier plan de bipartition qui divise la cladogonidie en deux plastides est perpendiculaire à la surface sphérique de l'individu producteur. Les plasmonèmes de la cladogonidie persistent et se trouvent répartis entre les deux plastides formés.

Stade de quatre plastides

Le plan de la seconde bipartition (fig.8, p.65; fig.9 A, p.66) est perpendiculaire à la fois au plan de la première bipartition et à la surface sphérique de l'individu producteur.

Les 4 plastides qui résultent de cette deuxième bipartition sont les plastides initiaux des quatre quadrants du bourgeon.

Comme l'a fait remarquer Overton (1889, p.20, pl.2, fig.10 a, b, c), l'ensemble de ces quatre plastides présente une cavité axiale qui est l'initium de la cavité phialocœlienne. L'ouverture de cette cavité est l'initium du phialopore. La disposition divergente prise par les quatre premiers plastides résulte de ce que les extrémités phialoporiques de ces plastides restent attachés à la couronne somatique périgonidiale par les plasmonèmes de la cladogonidie, et que les plastides, eux-mêmes, demeurent réunis par des liaisons protoplasmiques.

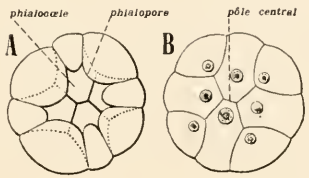

Fig. 8. — Volvox globator. Bourgeon au stade de 8 plastides. Grossissement 1000. (Figure dessinée d'après Overton, 1889, pl.2, fig.12).

A. Vue par la face du phialopore.

B. Vue par la face du pôle central.

Chez le Volvox globator, la disposition étoilée de la cladogonidie, disposition qui est due à l'élargissement de la base des plasmonèmes, se conserve presque toujours au stade bicellulaire et même souvent jusqu'au stade quadricellulaire; mais, ensuite, le bourgeon prend un contour arrondi et ses plasmonèmes deviennent moins visibles parce qu'ils prennent une certaine obliquité et ne sont plus situés, pour l'observation, au-dessus d'un fond clair.

Stade de huit plastides

A la suite de la troisième bipartition, il y a 8 plastides qui présentent la disposition indiquée par les figures 8, p.65 et 9 B, p.66. Ces figures montrent le phialopore et le fond du phialocœle.

Phylétiquement, la phialula dérive d'une table, à une strate de plastides (stade placula) qui s'est incurvée; mais, ici, à cause des liaisons par les plasmonèmes, liaisons qui empêchent le pourtour de la plaque de s'étaler, le stade phialula, déjà ébauché dès le stade de 4 plastides, s'accentue au stade de 8 plastides et se maintient jusqu'à la fin du développement. Pendant toute la durée de ce développement, le bourgeon conserve la forme d'une sphère creuse, ouverte, qui, sans changer sa forme extérieure, s'accroît, sur toute sa surface, par des bipartitions simultanées de la plupart de ses plastides constitutifs.

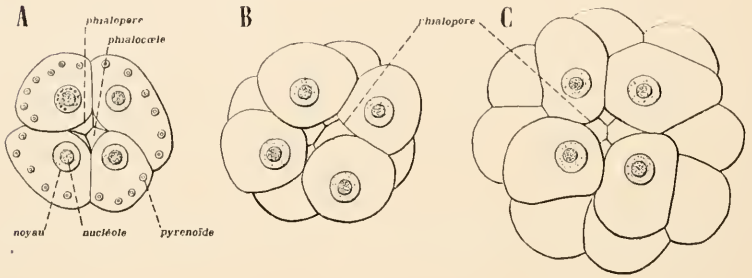

Fig. 9. — Volvox aureus. Bourgeon. Stades de 4, 8 et 16 plastides. Les pyrénoïdes qui, à tous les stades, sont présents dans le chlorophylloplaste du plastide ne sont indiqués qu'au stade de 4 plastides. Grossissement 1.000. Figures dessinées d'après Overton (1889, pl.2, fig. 10, 11, 14 et 15).

Au stade de huit plastides les quatre plastides périphialoporiques sont les plastides formateurs des quatre demi-quadrants constitutifs de l'hémisphère phialoporique du méride. Ils subiront ultérieurement par des plans de direction méridienne, une ou deux nouvelles bipartitions qui auront pour effet d'allonger, par exemple jusqu'à 16 plastides, la couronne périphialoporique; mais leurs bipartitions ultérieures, se feront, toutes, par des plans qui seront plus ou moins transversaux par rapport à la direction méridienne, et ces bipartitions n'augmenteront pas le nombre des plastides périphialoporiques.

Stade de seize plastides

Au stade de seize plastides, (fig.954 C, p.), les quatre plastides du pôle phialoporique, sont en alternance avec les quatre plastides du pôle opposé. Les huit plastides équatoriaux sont, alternativement, dérivés des bipartitions des quatre plastides phialoporiques et des quatre plastides du pôle opposé.

Phialula

A partir du stade de seize plastides, l'incurvation sphérique du bourgeon est telle que la forme phialula est atteinte (fig.1, p. 35). C'est une sphère creuse, à une seule assise de plastides et pourvue d'une ouverture déjà signalée par Ehrenberg. L'assise de plastides constitue le phialoderme, la cavité est le phialocœle, l'orifice est le phialopore. Le phialocœle n'est pas une cavité apparue et développée au centre d'une masse morulaire, car un stade morula vrai n'existe pas ici. C'est une cavité empruntée à l'espace extérieur par le fait de l'incurvation de la placula et sa transformation en un blastocœle ne résulte, lorsqu'elle s'effectue réellement que de la fermeture du phialopore.

Accroissement de la phialula

Tandis que l'embryon formé par l'œuf ne peut guère, au début de ses divisions, accroître son volume, parce qu'il ne reçoit pas de nourriture du dehors, le jeune bourgeon est, au contraire, en mesure de s'accroître considérablement dès ses premières bipartitions. Cela résulte de ce que les plastides somatiques lui envoient, par la voie des plasmonèmes, une abondante nourriture.

Les plastides en se multipliant, deviennent individuellement de plus en plus petits, mais leur volume total augmente rapidement. Il en résulte que la phialula grossit.

Après avoir commencé par se dilater notablement, le phialopore peut disparaître assez précocement, mais, souvent, il reste stationnaire pendant un certain temps.

Stein (1878 pl.17, fig.6. Volvox aureus) a figuré un bourgeon bien développé et qui est encore pouvu d'un large phialopore dont la bordure comprend 17 plastides.

D'après Klein (1890, p.48), le bourgeon du Volvox aureus croît, d'abord, plus rapidement que celui du Volvox globator.

La grosseur des plastides diminue constamment jusqu'à la fin des bipartitions, mais la grosseur du bourgeon s'accroît notablement jusqu'au stade de 32 plastides. De ce stade jusqu'à l'achèvement des bipartitions, l'accroissement de volume du bourgeon se ralentit notablement, en sorte que la diminution de volume des plastides devient relativement plus rapide.

Achèvement des bipartitions

Après s'être effectuées un nombre très variable de fois, les bipartitions cessent et le nombre définitif des plastides est atteint. Les plastides, serrés les uns contre les autres, sont à ce moment encore tous égaux et semblables entre eux. Ils ne diffèrent que par leur situation et par l'âge de certains de leurs éléments.

Apparition des flagellums

Les deux flagellums de chaque plastide sont des expansions longues et cylindriques de l'ectoplasme.

Ils apparaissent presque immédiatement après que les plastides ont atteint leur nombre définitif, c'est-à-dire, avant la formation de la cuticule et de la gelée dont l'ensemble constitue l'enveloppe cellulaire. Lorsque cette enveloppe se forme, les deux flagellums réservent, pour leur passage, deux pores circulaires, très voisins l'un de l'autre.

D'après Overton (1889, p.23), la durée du développement des flagellums est de 16 à 24 heures.

Les flagellums sont mobiles dès le début de leur apparition. Leur mouvement d'abord lent devient de plus en plus rapide à mesure qu'ils s'allongent.

Différenciation gonidio-somatique

Au moment où le bourgeon vient de terminer ses bipartitions et a ainsi acquis son nombre définitif de plastides, ces derniers ont tous la même grosseur et la même apparence. Il est impossible de distinguer ceux qui seront des plastides somatiques d'avec ceux qui seront des plastides gonidiaux.

Mais, très peu de temps après l'achèvement des bipartitions, on voit apparaître la différenciation gonidio-somatique. Le plus grand nombre de plastides entrent dans la voie fonctionnelle et deviennent, par ce fait, des plastides somatiques dont l'ensemble constitue le soma. Les autres conservent leurs caractères

de plastides initiaux. Ce sont les plastides gonidiaux; leur ensemble constitue le gonidium.

La différenciation en gonidie se traduit, d'abord, par un accroissement de volume et un arrondissement du contour plastidien. Ensuite, lorsque, par suite de la formation de la gelée périplastidienne, les plastides commencent à s'écarter les uns des autres, la différenciation se trouve accentuée, par la présence d'un nombre relativement grand de plasmonèmes périgonidiaux.

Mais, si les gonidies se différencient précocement comme telles, elles ne laissent apparaître que plus tardivement, généralement après la libération du jeune bourgeon, la différenciation qui en fait soit des cladogonidies, soit des gynogonidies, soit des androgonidies.

Formation de l'enveloppe cellulaire des plastides

Chez le Volvox tertius (Arthur Meyer, 1896, p.191), aussitôt après l'achèvement des bipartitions et l'émission des flagellums, il y a formation brusque, à la surface de l'ectoplasme, des premières strates externes d'une véritable membrane et cette dernière s'épaissit par apposition répétée d'une strate nouvelle sur la face interne de la strate précédemment formée.

Arthur Meyer (1896, p.191, Volvox tertius) fait remarquer que les strates de gelée ne paraissent pas se former d'abord à l'état solide et subir ensuite une gélification, mais qu'elles apparaissent immédiatement sous forme de gelée. Toutefois, il est certain que ces strates subissent un allongement assez notable correspondant à l'accroissement du diamètre cellulaire. Il est certain que cet allongement est dû à un accroissement du degré de gélification, ou, tout au moins, à un accroissement du degré d'hydratation de l'enveloppe, cela aussi bien dans sa partie cuticulaire externe que dans sa partie interne fortement gélifiée.

La cuticule et la gelée sous-cuticulaire sont traversées par des canaux résultant de la présence des flagellums et des plasmonèmes.

Allongement des plasmonèmes

Par suite de la formation de la gelée périplastidienne, les plastides s'écartent de plus en plus les uns des autres et les plasmonèmes s'allongent simultanément de manière à suivre les progrès de cet écartement.

Apparition des Stigmas

Les stigmas paraissent se former sans être colorés. Leur coloration ne surviendrait ensuite que peu à peu (Overton 1889, p. 23).

Inégalité de la vitesse du développement des bourgeons d'un même individu

Les cladogonidies formées dans un même individu ne se développent pas avec la même rapidité. Il en résulte que l'on peut rencontrer simultanément, dans un bourgeon sur le point de se libérer des cladogonidies aux stades de 1, 2, 4 ou, très exceptionnellement, de 8 plastides, et, d'autre part, qu'à un moment donné les bourgeons contenus dans un même individu peuvent être de grosseurs assez différentes. Cette inégalité s'observe en particulier chez le Volvox globator où les gonidies se développent avec une plus grande rapidité que chez les Volvox aureus. Klein (1890, p.47) fait observer que dans les individus de cette espèce on rencontre, presque constamment, quelques gonidies qui sont restées aux premiers stades du développement et, en particulier, au stade monoplastidien.

On peut supposer que cette inégalité du développement est due simplement à ce que les courants nutritifs amenés par les plasmonèmes se portent en plus grande abondance vers certaines gonidies, au détriment d'autres qui, n'arrivant que tardivement on ne parvenant pas à faire affluer vers elles une quantité suffisante de nourriture, ont une ontogénèse retardée ou même complètement et définitivement arrêtée.

Ressemblance de l'ontogénèse du bourgeon et de l'ontogénèse de l'embryon

Les cladogonidies, à l'exception de celles qui sont formées par les individus subterminaux et qui donnent des mérides gamétigènes, forment, toutes, des mérides à peu près identiques à celui qui est formé par l'œuf.

La marche de l'ontogénèse du bourgeon formé par la cladogonidie paraît être à peu près identique à celle de l'ontogénèse de l'embryon, à cette différence près que ce dernier n'utilise, sans l'accroître sensiblement, que la masse protoplasmique qui constitue l'œuf, et qui n'est accompagnée que d'une proportion

relativement modérée de réserves alimentaires (amidon, etc.), tandis que, pendant son développement, le bourgeon est constamment et activement nourri par la voie des plasmonèmes.

Jeune individu prêt à se libérer

A la suite de la disparition des plasmonèmes qui le reliaient à l'individu producteur et de l'allongement des flagellums à leur longueur définitive, le bourgeon est libre et mobile dans l'intérieur d'une vésicule qui n'est autre chose que la cuticule de l'enveloppe cellulaire de la cladogonidie qui a formé le bourgeon considéré. Cette cuticule a, par gélification ou par hydratation, considérablement augmenté son étendue. Elle a non seulement suivi l'accroissement de volume du bourgeon mais elle fournit finalement un espace suffisant pour que le jeune individu puisse effectuer facilement les mouvements rotatoires précurseurs de sa libération.

Volvox globator

Au moment où il est parvenu au stade qui précède immédiatement sa libération, le jeune individu présente, chez le Volvox globator, les caractères suivants.

Son diamètre est généralement compris entre 100 et 300 μ, le plus souvent entre 125 et 175 μ. Il est rare qu'il dépasse 300 μ. En tous cas, sa grosseur relative maxima est de 0,3 de la grosseur de l'individu producteur.

Les plastides qui étaient serrés les uns contre les autres et polygonaux, au moment de l'achèvement des bipartitions, sont déjà un peu écartés et arrondis, au moment de la libération.

Les chromoplastes sont très riches en chlorophylle et donnent à l'individu une belle coloration verte.

Volvox aureus

Chez le Volvox aureus, la grosseur absolue du bourgeon prêt à mener une vie libre est très variable. Elle ne descend que rarement au-dessous de 100 μ et est en moyenne de 200 à 250 μ. Elle peut atteindre 350 μ, c'est-à-dire plus du double du diamètre des plus petits individus adultes libres, individus qui peuvent n'avoir que 170 μ (Klein, 1889, p.144).

La grosseur absolue du jeune individu prêt à se libérer est un peu plus grande chez le Volvox aureus que chez le Volvox glo-

bator, bien que les plastides de ce dernier soient généralement plus nombreux. Cela est dû surtout à ce que, chez le Volvox aureus, les plastides sont plus écartés, par suite de la plus grande épaisseur de la gelée périplastidienne. La grosseur relative maxima des bourgeons, un peu plus grande que celle du Volvox globator, est de 0,40 de la grosseur de l'individu producteur. Les plus gros bourgeons se rencontrent chez les plus gros producteurs (Klein, 1889, p.144 et 166).

L'occlusion du phialopore chez l'individu libéré est due à la fois au rapprochement relatif des plastides périphialoporiques et à un remplissage par les enveloppes gélifiées de ces derniers; mais cette occlusion laisse un orifice virtuel, bien caractérisé, au point de vue morphologique, en ce qu'il est entouré d'une couronne de plastides dépourvue de plasmonèmes intracoronaires.

Degré de développement du gonidium du jeune individu prêt à se libérer, chez le Volvox aureus. — Le jeune individu est :

a) Soit un individu asexué uniquement producteur de cladogonidies.

b) Soit un individu sexué producteur de cladogonidies et de gamétogonidies;

c) Soit un individu sexué exclusivement producteur de gamétogonidies .

Les gonidies sont toujours différenciées, comme telles, au moment de la libération du jeune individu; mais souvent il n'est pas possible de reconnaître si elles évolueront comme clado- ou comme gyno- ou comme androgonidies. Quelquefois, cependant, leur développement est déjà suffisamment avancé pour que l'on puisse reconnaître leur nature avec certitude.

Dans le cas où le gonidium du bourgeon consiste en cladogonidies et où, ce qui est exceptionnel, ces dernières commencent leurs bipartitions avant la libération du bourgeon, le nombre de ces bipartitions n'atteint que rarement et ne dépasse jamais le nombre 3, qui correspond au stade de 8 plastides.

Les androgonidies peuvent n'avoir pas encore atteint leur grosseur définitive et, par conséquent, ne pas avoir commencé leurs bipartitions, mais elles peuvent aussi (bourgeon mâle endosphérosirien) avoir presque ou, même, complètement terminé leur développement en une colonie de spermatozoïdes aptes à se dissocier.

Quant aux gynogonidies, Klein (1890, p.39) a vu, chez le Volvox aureus, mais c'est là un exemple limite, un individu de 450 μ contenant, avec quelques oosphères, un bourgeon femelle de 200 μ dont le gonidium était formé d'oosphères ayant déjà 55 μ, soit presque la dimension définitive qui est de 60 à 70 μ.

Emboîtement de trois mérides ou individus successifs. — Il résulte de la précocité de l'apparition du gonidium dans le jeune individu non encore libéré que l'on voit, emboîtés l'un dans l'autre :

1° Un méride asexué, de rang n, qui est sur le point d'arriver au terme de son existence;

2° Dans ce méride de rang n, de jeunes mérides de rang $n + 1$ sur le point de se libérer;

3° Dans ces mérides de rang $n + 1$, des gonidies ou plastides initiaux de mérides de rang $n + 2$.

Libération du jeune individu

Après être resté, pendant un certain temps, animé d'un mouvement rotatoire dans l'intérieur de la vésicule qui lui sert de logement, le jeune individu est apte à mener une existence libre. L'énergie développée par les mouvements coordonnés des ses flagellums suffit pour lui permettre de sortir de sa vésicule devenue très mince et de se frayer un passage au travers de la gelée très ramollie qui l'entoure.

Volvox globator. — D'après Wills (1880, cité par Klein, 1889, p. 167), voici comment se passe, chez le Volvox globator, l'acte de la libération des jeunes individus. Peu avant la sortie du premier d'entre eux, l'individu formateur devient piriforme. Il s'ouvre à son sommet, c'est-à-dire au pôle que Wills appelle pôle nord et qui est notre pôle phialoporique ou trophique. L'orifice a un diamètre plus faible que celui des jeunes individus auxquels il livre passage. A la sortie de chacun d'eux cet orifice s'étend pour se resserrer ensuite. Les jeunes sont comme projetés à une distance égale à plusieurs fois leur diamètre. Ils demeurent d'abord immobiles pendant quelques secondes, mais ils ne tardent pas à tourner et à progresser. L'individu formateur, vidé des jeunes individus qu'il a produits, se meut pendant quelques temps encore, en tournant, sur lui-même, dans le sens habituel.

D'après Klein (1889[b], p.43), qui a observé la libération des jeunes individus, chez le Volvox globator, à la fin de novembre et au commencement de décembre, cette libération s'effectue d'une façon un peu différente de celle décrite par Wills. Les observations de Klein ont porté sur des jeunes de 200 à 210 μ se libérant d'individus producteurs ayant de 650 à 750 μ. En voici un exemple typique :

L'individu producteur demeure immobile pendant la sortie des jeunes. Un premier de ces jeunes commence à tourner lentement dans le sens habituel, c'est-à-dire que, vu par son pôle phialoporique, il tourne en sens inverse des aiguilles d'une montre.

Il produit une saillie sur la sphère dont il va sortir.

Dix minutes plus tard, un deuxième des jeunes commence à tourner et produit, lui aussi, sur la sphère, une saillie qui peut être assez éloignée de la première.

Le premier individu continue à tourner lentement et commence à sortir. Dès qu'il arrive à l'extérieur, les mouvements de ses flagellums deviennent plus actifs et, après être resté quelque temps retenu par les lambeaux de la gelée qu'il a traversée, il se libère définitivement et s'éloigne.

Cinq minutes plus tard, le deuxième jeune individu se libère, à son tour, par le même processus et tous les autres font successivement de même, les uns se frayant un nouveau passage, les autres utilisant ceux qui existent déjà.

Quant à l'individu producteur, il est largement déchiré, et il ne reprend plus sa mobilité première.

Volvox aureus. — La libération des bourgeons, chez le Volvox aureus, a été observée par Klein (1889, p.167; 1889[b], p.43), au commencement de juin, chez des individus producteurs de 600 à 700 μ de diamètre contenant de 6 à 8 jeunes individus de 250 à 300 μ de diamètre. L'individu producteur cesse complètement de se mouvoir pendant toute la durée de la sortie des jeunes. Il en est de même de ces derniers, à l'exception d'un seul qui se trouve peu éloigné du pôle phialoporique. Cet individu tourne lentement et produit un allongement de l'individu producteur qui devient piriforme. Bientôt, une large fente se produit et le jeune se libère, mais sans être projeté à une certaine distance comme Wills l'a décrit chez le Volvox globator. L'individu libéré nage, accélère sa rotation et s'éloigne immédiatement.

Aussitôt après la sortie du premier jeune individu, un autre, celui qui est le plus voisin de la déchirure, se met à tourner à son tour, tandis que tous les autres demeurent encore immobiles. Il finit par se frayer une issue qui lui permet de sortir et de s'éloigner, comme l'a fait le premier. Si la sortie d'un individu est longue et laborieuse, un autre individu se met en mouvement et sort, sans attendre davantage.

Tous les individus se libèrent ainsi successivement et, comme leur sortie n'a pas lieu toujours au même endroit, la déchirure devient de plus en plus grande. Souvent, dès la libération du troisième jeune individu, la déchirure a une longueur qui atteint celle du diamètre. Comme, en réalité, chaque jeune individu cherche, pour son propre compte, à se frayer un passage, il y a parfois plusieurs grandes déchirures qui mettent l'individu producteur en lambeaux.

Lorsque les jeunes sont de petites dimensions (150 à 200 μ), l'individu producteur continue à se mouvoir pendant l'acte de la libération qui s'effectue, successivement, pour tous les jeunes, par une seule déchirure produite au pôle phialoporique. L'individu formateur, vidé, continue dans ce cas, à nager pendant un certain temps.

Overton a eu, deux fois, l'occasion d'observer, chez le Volvox aureus, la sortie des jeunes hors de l'individu producteur (1889, p. 23). Cette sortie s'effectue au pôle phialoporique, pôle qui se montre, ainsi, constituer un point de moindre résistance. C'est par les mouvements de leurs flagellums que les jeunes arrivent à se frayer un passage dans la gelée qu'ils traversent en deux minutes environ. Les individus qui sont producteurs à la fois de bourgeons et de colonies de spermatozoïdes ne meurent pas immédiatement après que les bourgeons se sont frayés un passage au travers de la région phialoporique, mais peuvent continuer à nager pendant environ vingt-quatre heures. Cela donne aux colonies de spermatozoïdes le temps d'arriver à maturité.

Durée du développement du bourgeon chez le Volvox aureus

La durée du développement des cladogonidies du Volvox aureus a été observée par Overton (1889, p.15). Les résultats qu'il a obtenus, sur deux individus qu'il a isolés, vers la fin d'août,

pour les mettre en observation, peuvent être résumés comme suit :

Début de l'observation : la cladogonidie est encore monoplastidienne, mais prête à se diviser;

½ jour : le bourgeon est au stade de deux plastides;
1 jour : le bourgeon est au stade de quatre plastides;
1 jour ½ : le bourgeon est au stade de huit plastides;
2 jours : le bourgeon est au stade de seize ou à celui de trente-deux plastides;
3 jours : le bourgeon est formé d'environ deux cents plastides;
4 jours : le jeune est prêt à se libérer;
5 jours : le jeune a quitté l'individu qui l'a produit.

Absence de divisions plastidiennes dans le soma du jeune individu, après sa libération

Stein (1878 pl.17, fig.8) figure, chez un jeune individu de Volvox aureus contenant cinq cladogonidies uni- ou bi-cellulaires, un certain nombre de corps fusiformes qu'il considère comme étant des cellules somatiques en voie de division.

Overton (1889 p. 23) admet que le jeune individu n'a généralement pas formé le nombre complet de ses cellules somatiques au moment ou il s'est libéré, et qu'un certain nombre d'entre elles ont encore la faculté de se diviser. Toutefois, cela n'aurait lieu que pour un nombre restreint de cellules et il n'en résulterait qu'un accroissement relativement très faible du volume de l'individu.

Pour Klein (1889, p.151,; 1890, p.49), les fuseaux qui donnent à l'individu figuré par Stein un aspect si insolite, sont des cellules somatiques tératogéniques chez lesquelles la dernière division est demeurée inachevée. Cette interprétation est justifiée par ce fait que les cellules en question sont pourvues de deux chromatophores et de deux stigmas. De telles cellules fusiformes ne se rencontrent d'ailleurs que rarement et isolément. En fait, Klein n'a jamais constaté de division des cellules somatiques après la libération de l'individu.

GAMÉTOGONIDIUM DU VOLVOX

ANDROGONIDIUM

Androgonidie

L'androgonidie est le plastide initial qui entre dans la voie de la différenciation sexuelle mâle. Elle se différencie comme plastide initial distinct des plastides somatiques peu de temps après l'achèvement des bipartitions du bourgeon et ultérieurement elle se différencie comme androgonidie.

L'androgonidie emmagasine par le fonctionnement de son chlorophylloplaste, et, surtout, par apport reçu par la voie des plasmonèmes une certaine quantité de substances de réserve et elle parvient ainsi à son volume et à sa constitution définitifs.

Tandis que la gynogonidie ne donne qu'un seul gynogamète qui est l'oosphère, l'androgonidie subit une série de bipartitions qui donnent un méride dont la forme peut être presque plane (plakéa) ou, plus souvent, incurvée (cupelléa) ou, quelquefois, sphérique (phialéa).

De même que le nombre des bipartitions qui transforment la parthénogonidie en un bourgeon, le nombre des bipartitions qui transforment l'androgonidie en un méride exclusivement composé de spermatozoïdes est très variable. Chez le Volvox aureus, il est de 3 à 9, ce qui donne de 8 à 512 spermatozoïdes. Chez le Volvox globator, il est de 6 à 10, ce qui donne de 64 à 1024 spermatozoïdes.

Cette très grande variabilité du nombre des spermatozoïdes de la colonie spermienne montre que le nombre des bipartitions n'a rien à voir avec une élaboration spéciale de l'organisation du spermatozoïde. L'androgonidie se bipartit pour ainsi dire indéfiniment tant que l'apport de protoplasme et de réserves fourni par l'androgonidie, d'une part, et l'aliment élaboré par le soma et transmis par les trophonèmes, d'autre part, suffisent à maintenir les causes déterminantes de la bipartition. Que le nombre total des bipartitions soit de 3 (8 spermatozoïdes) ou de 10 (1024 spermatozoïdes), les plastides résultant des bipartitions demeurent identiques entre eux. L'achèvement de l'organisation qui permet à la spermatide coloniale de se transformer en un

spermatozoïde qui mène une vie libre, comme le Phytoflagellate ancestral, semble ainsi, ne survenir qu'au moment où la colonie, ayant cessé de recevoir de la nourriture par la voie des trophonèmes et ne possédant plus qu'une minime réserve d'amidon, se trouve réduite à ses propres moyens d'alimentation.

Assimilation du méride formé par l'androgonidie à une colonie de Flagellates. — Le résultat des divisions successives de l'androgonidie est un méride qui constituerait un véritable individu si les plastides produits n'étaient pas aptes à se séparer, tous, les uns des autres et à mener, par leurs propres moyens, une existence libre. En réalité, nous avons ici un groupement plastidien qui se comporte comme une colonie de Flagellates, c'est-à-dire de plastides momentanément réunis, mais, tous, adaptés à une séparation ultérieure.

Klein (1889[2], p.46 et 1890, p.66) a déjà attiré l'attention sur ce fait que les bipartitions d'où résulte la formation de la colonie de spermatozoïdes sont, surtout dans le cas de la colonie spermienne sphérique, tout à fait comparables, dans leur allure et dans leurs résultats, à celles qui transforment la cladogonidie en un bourgeon et l'œuf en un embryon.

Le méride colonial spermien sphérique, le méride-bourgeon, le méride-embryon sont, tous trois, des phialéas morphologiquement comparables entre elles. Il faut remarquer, toutefois, que le premier n'ayant que la valeur d'une colonie, et les deux suivants ayant, chacun, la valeur d'un individu, ces derniers représentent un stade évolutif plus avancé.

Spermatozoïde du Volvox. — Le spermatozoïde du Volvox est un plastide nu et libre, ayant la valeur d'un véritable Phytoflagellate dont il possède, d'ailleurs, comme les possèdent aussi les plastides somatiques du méride issu de l'œuf ou de la cladogonidie, tous les plasmorganes essentiels. Ces plasmorganes, qui sont adaptés aux actes préparatoires de la gamie et constituent, pour ainsi dire, la portion somatique du plastide, sont accompagnés d'une certaine proportion de protoplasme (cytoplasme et surtout nucléoplasme) spécifique, intact, mais ayant acquis la polarité mâle. Seul, ce protoplasme joue un rôle dans le processus amphimixique.

Lorsque les spermatozoïdes sont parvenus à maturité, la colonie spermienne se dissocie. La dissociation peut avoir lieu soit à

l'intérieur, comme cela se présente parfois chez le Volvox globator, soit à l'extérieur de l'individu producteur.

Les spermatozoïdes libres nagent, pénètrent, probablement par l'aire phialoporique, dans les individus producteurs d'oosphères et fécondent ces dernières.

Androgonidium du Volvox globator

Androgonidie du Volvox globator

Chez le Volvox globator, l'androgonidie a généralement un diamètre de 14 à 16 μ, c'est-à-dire à peu près la même grosseur que la cladogonidie.

C'est dans l'intérieur de la cuticule de l'enveloppe de l'androgonidie monoplastidienne, que s'effectuent toutes les bipartitions. Cette cuticule, qui subit, comme celle de la parthénogonidie, un accroissement assez considérable, se retrouve autour de la colonie de spermatozoïdes devenue mobile et laisse à cette dernière tout l'espace nécessaire aux mouvements de ses flagellums. Quant à la petite quantité de gelée intercalée entre la cuticule et l'androgonidie, elle se liquéfie. Elle joue peut-être un rôle alimentaire peu important.

Développement de l'androgonidie du Volvox globator

Les bipartitions de l'androgonidie commencent généralement dans le bourgeon encore contenu dans l'individu producteur.

Elles s'effectuent exactement comme celles de la cladogonidie.

Au début du stade octocellulaire, le méride spermien a la forme d'une table (stade placula), mais à la fin de ce stade on voit débuter l'incurvation caractéristique du stade cupellula. Ensuite, par l'accroissement du nombre des bipartitions, le méride prend la forme d'une sphère creuse pourvue d'une ouverture (phialea).

Toutes les androgonidies n'atteignent pas ainsi la forme sphérique. Il y en a constamment quelques-unes, bien que parfois en nombre assez faible, qui ne dépassent pas la forme de tables plus ou moins incurvées (fig.2, p.37).

La marche des bipartitions qui conduisent à la colonie de spermatozoïdes a lieu avec une vitesse très inégale. On peut rencontrer, en effet, dans un même individu, tous les stades, depuis celui d'une ou deux bipartitions jusqu'à l'achèvement de ces dernières et même jusqu'au stade où les jeunes colonies sont devenues mobiles.

Le nombre des bipartitions qui transforment l'androgonidie en une colonie de spermatozoïdes est très variable. D'après Overton (1889, p.29), le nombre de ces derniers n'est presque jamais inférieur à 64 et dépasse généralement la centaine. Ce nombre peut même être beaucoup plus grand car, sur une sphère de 31 μ, Klein (1890, p.59), en a compté 1060.

Le nombre des bipartitions successives peut donc être considéré comme variant, le plus souvent, de 6 à 10, limites qui correspondent respectivement à 64 et 1024 spermatozoïdes.

Méride colonial spermien du Volvox globator

Sous sa forme sphérique, la jeune colonie spermienne ressemble au jeune méride-bourgeon issu d'une cladogonidie, au point que l'on est exposé à commettre des erreurs dans l'appréciation de la nature du gonidium d'un individu.

Les spermatides ont une forme allongée. Il en résulte que la paroi de la blastéa coloniale spermienne est relativement très épaisse.

Klein fait remarquer (1890, p.59) que les colonies sphériques de spermatozoïdes sont souvent aplaties par compression suivant la direction radiale de l'individu formateur. Il en résulte qu'à l'observation faite avec un grossissement insuffisant, ces sphères peuvent avoir l'apparence de tables un peu incurvées.

De même que les plastides somatiques, les plastides spermiens du Volvox globator émettent leurs flagellums presque immédiatement après l'achèvement des bipartitions.

Comme nous l'avons dit, le méride colonial spermien peut, suivant les circonstances, affecter soit la forme d'une table plus ou moins incurvée en forme de coupe, (cupellea), soit celle d'une phialea.

Parvenu à l'état mature, le méride sphérique a, en général, de 30 à 32 μ, au minimum 23, au maximum 34 μ de diamètre. Ses flagellums ont une longueur d'environ 12 μ.

A cet état, la colonie sphérique de spermatides flagellés se meut, dans la cavité qu'elle occupe dans l'intérieur de l'individu producteur, exactement comme le fait le jeune individu formé par une cladogonidie.

Dissociation du méride colonial spermien chez le Volvox globator

Le méride colonial spermien se dissocie en spermatozoïdes libres dès que ceux-ci sont parvenus à maturité. Cette dissociation a lieu, tantôt dans l'intérieur même de l'individu formateur, tantôt hors de cet individu.

La dissociation de la colonie en spermatozoïdes libres, effectuée dans l'intérieur même de l'individu producteur, a été observée par Stein (1878, p.129).

Après avoir tourné pendant un certain temps, d'abord lentement, puis vivement, la colonie cesse brusquement de se mouvoir et se dissocie. Cela survient probablement au moment ou les plasmonènes interspermatidiens disparaissent. Les spermatozoïdes devenus libres se meuvent agilement en passant, en tous sens, les uns entre les autres. Ils restent d'abord emprisonnés dans la vésicule qui les entoure; mais, bientôt, ils sortent de cette vésicule et se disséminent, dans l'intérieur de l'individu qui les a produits, attirés par les oosphères non encore fécondés.

Klein (1890 p. 62) a vu, au printemps et au début de l'été, tous les individus sexués donner des colonies de spermatozoïdes se libérant avant de se dissocier; mais, le 13 juillet, pour la première fois, des individus lui montrèrent la dissociation interne déjà mentionnée par Cohn. Au moment où il fit cette observation, tous les spermatozoïdes étaient déjà séparés les uns des autres, mais ils étaient encore enveloppés dans leur vésicule et il n'était plus possible de savoir s'ils provenaient d'une colonie tabulaire ou d'une colonie sphérique. Leur chlorophylloplaste était bien vert et leurs mouvements aisés. Après leur sortie de la vésicule enveloppante, ils furent attirés par une oosphère autour de laquelle ils s'accumulèrent; mais cela n'eut aucun résultat, l'oosphère, qui n'avait que 30 μ de diamètre, étant encore immature et inapte à la gamie.

A partir d'août, Klein a eu fréquemment l'occasion de constater la dissociation des colonies de spermatozoïdes dans l'intérieur

même de l'individu producteur et il a vu souvent, autour des oosphères immatures, des essaims de spermatozoïdes morts.

En fait, il semble bien que, le plus souvent, le méride colonial spermien se libère avant de se dissocier.

Le mouvement de la colonie non encore libérée est d'abord assez lent, mais il peut, dans certains cas, s'accélérer notablement et atteindre un tour par seconde. Après la libération, le mouvement de rotation peut arriver à deux tours par seconde. Examinées dans une gouttelette d'eau suspendue sous un couvre-objet, les colonies continuent à tourner rapidement et ne se dissocient qu'au bout de quelques heures (Klein, 1890, p.62).

Spermatozoïde du Volvox globator

Le spermatozoïde du Volvox globator (Stein 1878 pl.18, fig.4 et 5; Klein 1890, pl.2, fig.23) peut être fusiforme ou piriforme, c'est-à-dire effilé à ses deux extrémités ou seulement à l'une d'elles.

Les spermatozoïdes libres ont de 6 à 11 μ de longueur et 2 à 3 μ de diamètre.

Ceux qui proviennent de colonies sphériques sont en général un peu plus gros que ceux qui proviennent d'une colonie en forme de table (Klein).

Le noyau a une forme allongée. Il est bien visible dans les spermatozoïdes fixés et colorés (Overton, 1889, p.30, pl.4, fig.34).

Le chromatophore est assez réduit; il est vert ou jaunâtre. Il joue vraisemblablement un certain rôle nutritif pendant les quelques heures qui précèdent la libération du spermatozoïde et pendant que ce dernier nage à la recherche d'un individu porteur d'oosphères.

Les deux flagellums s'insèrent à peu de distance du stigma, généralement sur le côté d'un assez long prolongement antérieur ou, lorsque le spermatozoïde est piriforme, sur son extrémité effilée.

Il y a deux vacuoles pulsatiles situées non loin du stigma.

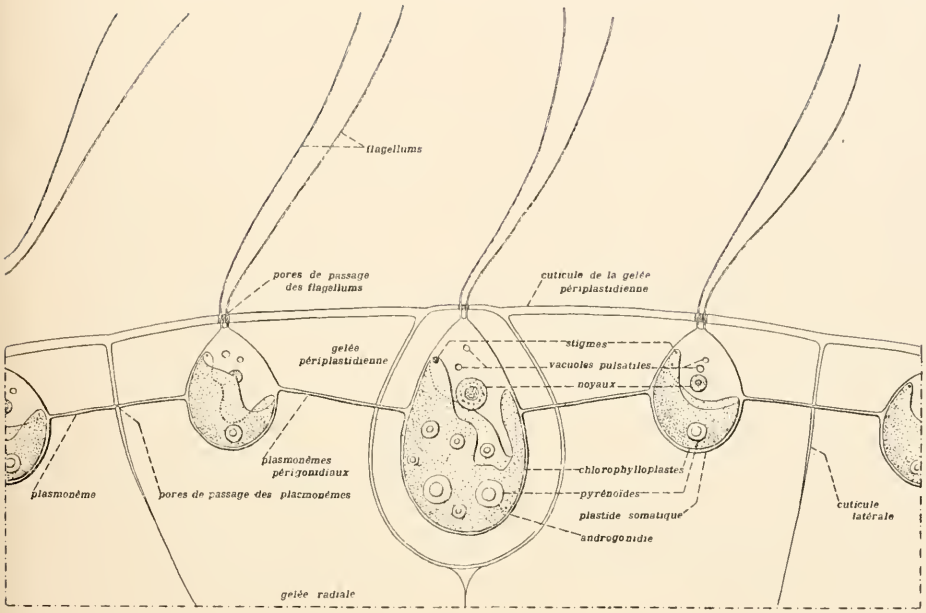

Fig. 10. — Volvox aureus. Androgonidie et cellules somatiques périgonidiales. Grossissement 2000.

Androgonidium du Volvox aureus

Androgonidie du Volvox aureus

Dès qu'elles se sont écartées des plastides voisins, les androgonidies prennent immédiatement une forme arrondie.

L'androgonidie du Volvox aureus a de 10 à 15 μ. Klein (1890, p.58 et fig.2) a représenté une portion d'un jeune individu mâle sphérosirien où l'on voit un très grand nombre d'androgonidies accompagnées d'un nombre relativement faible de plastides somatiques.

L'androgonidie a d'abord exactement la même constitution que le plastide somatique. Comme lui, elle possède : deux flagellums, deux vacuoles pulsatiles, un chlorophylloplaste très étalé sous la strate ectoplasmique qui forme la surface externe du plastide et contenant de huit à seize pyrénoïdes amyligènes assez régulièrement répartis, un stigma rouge et autant de fois un, ou deux ou, exceptionnellement, trois plasmonèmes qu'il y a de plastides dans la couronne péri-androgonidienne (fig.4, p.41 ; 10, p.83).

Développement de l'androgonidie du Volvox aureus

Chez les mâles endosphérosiriens, les bipartitions des androgonidies commencent, et peuvent même s'achever, avant la libération du jeune individu. Chez le mâle sphérosirien, au contraire, les androgonidies, se comportant ainsi comme les cladogonidies des individus asexués, ne commencent à se diviser, ou tout au moins ne se divisent activement, qu'après la libération du jeune individu qui les a produits (Klein, 1889, p.178).

Si l'on examine le degré d'avancement du développement des colonies spermiennes en voie de formation, on constate que ce développement est plus avancé du côté du pôle phialoporique ou ventral où l'on trouve, par exemple, les placulas parvenues à leur stade final de 32 plastides, tandis qu'en s'avançant vers le pôle sensitif ou dorsal, on rencontre souvent, successivement, des stades de plus en plus jeunes (Klein, 1889, p.173). Les bipartitions successives de l'androgonidie (fig.11, p.85) ont été observées par Groshankin, par Overton (1889, pl.28 ; pl.3, fig.21 et 22, pl.4, fig.25) et par Klein (1889, fig.7 à 25).

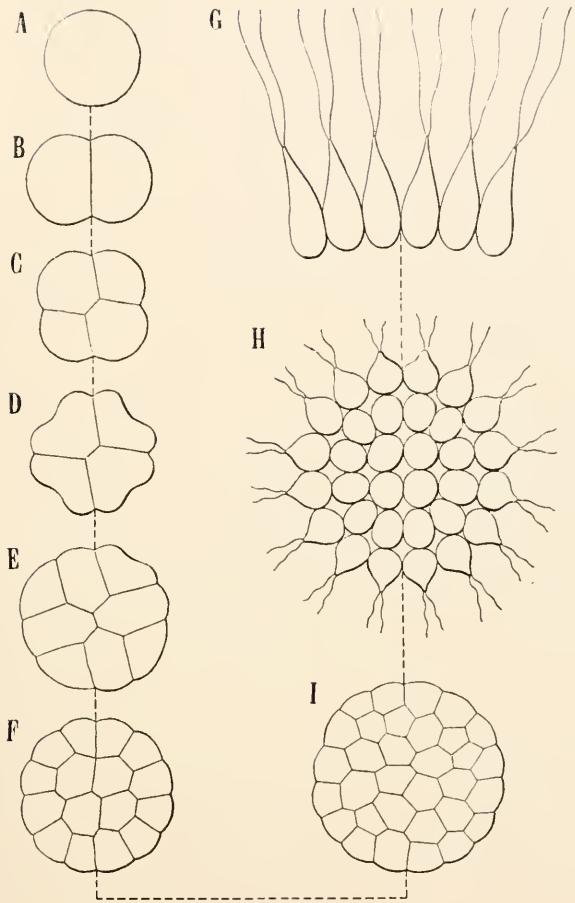

Fig. 11. — Volvox aureus. Développement de l'androgonidie en un méride placulaire de 32 spermatozoïdes. Grossissement 1000.

A. Androgonidie.

B. Stade de 2 plastides.

C, D. Etat initial et état terminal du stade de 4 plastides.

E, F, I. Stades de 8, 16 et 32 plastides.

H, G. Méride colonial spermien vu à plat et vu en coupe optique, de côté.

Les flagellums sont rejetés peu avant le début de la division. Leurs fossettes d'insertion restent visibles jusqu'au stade de 4 cellules.

Il y a aussi, au moment de la division, destruction plus ou moins complète du stigma.

Le nombre des vacuoles pulsatiles se double avant chaque bipartition.

La division du noyau se réalise par le processus indirect.

Au cours des premières bipartitions, le chromatophore se place sur le côté libre du plastide, mais, plus tard, il se porte du côté de l'extrémité renflée du spermatozoïde (Klein, 1889, pl.11, fig.7 à 12 et 16 à 23).

Les plastides résultant des divisions possèdent, tous, un noyau, deux vacuoles pulsatiles, un chromatophore et des petits groupes de granulations amylacées.

Méride colonial spermien du Volvox aureus

La colonie demeure pendant un certain temps logée dans l'intérieur de la vésicule formée par la cuticule, notablement agrandie, de la membrane de l'androgonidie monoplastidienne.

Les colonies de spermatozoïdes du Volvox aureus peuvent affecter deux formes différentes : la forme tabulaire (fig.11, p.85) et la forme sphérique.

Méride tabulaire

Les colonies spermiennes du Volvox aureus sont presque toujours tabulaires, plus ou moins cintrées. Chez les mâles endosphérosiriens, elles sont toujours de ce type.

Elles ont de 10 à 18 μ de diamètre.

Le nombre des bipartitions qui transforment l'androgonidie en une table de spermatozoïdes est, au minimum, mais assez rarement, de 3 (8 spermatozoïdes); il est souvent de 4 (16 spermatozoïdes) et plus souvent encore de 5 (32 spermatozoïdes). Il est rare que le nombre de 5 bipartitions soit dépassé.

Chez les individus gyno-androgonidigènes, il y a, le plus souvent, en tout 4 bipartitions donnant 16 spermatozoïdes. Le nombre des spermatozoïdes varie d'ailleurs souvent dans les diverses colonies produites par un même individu. Les colonies tabulaires à 32 spermatozoïdes se rencontrent surtout chez les gros individus.

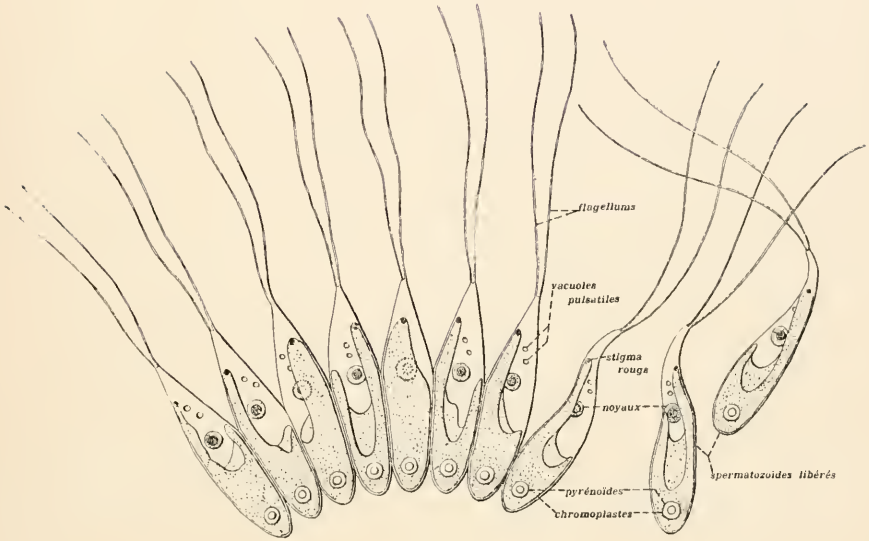

Fig. 12. — Volvox aureus. Colonie spermienne mature en train de se dissocier en spermatozoïdes. Grossissement 2000.

Méride sphérique

Chez les mâles sphérosiriens, les colonies spermiennes peuvent quelquefois évoluer de la forme tabulaire plus ou moins incurvée (stades placula et cupellula) jusqu'à la forme de sphère creuse ouverte (stade phialula, fig.15 K, p.119).

En réalité, ces colonies sphériques sont rares. Elles se rencontrent surtout chez les mâles sphérosiriens très volumineux où elles trouvent, sans doute, des conditions de nourriture exceptionnellement favorables. Elles sont presque toujours accompagnées de colonies tabulaires.

Tandis que le nombre des spermatozoïdes ne dépasse que très exceptionnellement 32 dans les colonies tabulaires, il monte beaucoup plus haut dans les colonies sphériques.

Klein (1890, p.41, 59, 60; pl.3 fig.27 à 30, 33 à 56) a montré que ces colonies sphériques dérivent des colonies tabulaires par accroissement et incurvation.

Au commencement de juin, dans de gros individus mâles du type sphérosirien, il a constaté la présence d'un petit nombre de colonies spermiennes cupelléiformes, comprenant 64 spermatozoïdes et ayant 25 μ de diamètre.

A la fin d'août, il a trouvé des colonies hémisphériques ou, même, plus qu'hémisphériques, de 24 à 30 μ de diamètre, à cavité de petite dimension, comprenant, les premiers 64, et les seconds 128 spermatozoïdes.

En novembre, il a trouvé, dans des fosses de rouissage de chanvre, d'immenses populations dans lesquelles des mâles sphérosiriens lui ont montré de nombreuses formes de passage entre les colonies tabulaires ordinaires et des colonies sphériques de 30 μ de diamètre et au delà.

La colonie de 49 μ de diamètre figurée par Klein (1890, pl.3, fig.30) est dessinée avec $2 \times 180 = 360$ plastides; mais ce nombre est inférieur à la réalité, parce que les plastides marginaux ne sont pas représentés en nombre suffisant. Par le calcul, on trouve, pour le nombre réel des plastides constitutifs d'une telle sphère, un nombre voisin de 512, qui correspond à 9 bipartitions successives.

Libération et dissociation des colonies de spermatozoïdes chez le Volvox aureus

L'agitation incessante de ses flagellums imprime à la colonie spermienne un mouvement oscillatoire.

La rupture, sous l'action du liquide qu'elle renferme, de la membrane vésiculaire devenue de plus en plus mince, libère la colonie et lui permet de se frayer un passage au travers de la gelée et, après environ une demi-heure d'efforts, d'arriver dans l'eau ambiante (Overton, 1889 p.23).

La maturation des colonies étant d'autant plus avancée qu'elles sont plus rapprochées du pôle phialoporique, c'est autour de ce pôle que s'effectuent les premières libérations. Les suivantes s'effectuent successivement, de proche en proche, dans la direction du pôle opposé. L'émission des spermatozoïdes a ainsi une certaine durée, ce qui augmente les chances d'utilisation des spermatozoïdes issus d'un même individu.

La sortie des colonies de spermatozoïdes, se faisant par de minuscules déchirures, ne produit pas, comme celle des bourgeons, une dislocation de l'individu producteur. Ce dernier continue à nager assez longtemps après la sortie des colonies qui sont parvenues les premières à maturité, en sorte que les plus jeunes colonies ont le temps de mûrir à leur tour.

La durée de la transformation d'une androgonidie, encore à peine distincte d'une cellule somatique, en un faisceau mobile de spermatozoïdes, se fait en 3 jours (Overton, 1889, p.29).

La colonie spermienne du Volvox aureus quitte toujours l'individu producteur avant de se dissocier. Elle vagabonde avec une certaine vivacité puis, accolée (Henneguy) ou non à un individu porteur d'oosphères, elle détruit ses liaisons interplastidiennes et se dissocie en spermatozoïdes (fig.12, p.87). Ces derniers pénètrent, par l'aire phialoporique (Overton), dans les individus contenant des oosphères et les fécondent.

Spermatozoïde du Volvox aureus

Ici encore, le spermatozoïde a (fig.12, p.87), comme le plastide somatique, la même constitution que le Phytoflagellate ancestral. Il a été décrit et figuré par Overton (1889, p.30, pl.4,

fig.35). Il est allongé, arrondi en arrière, effilé vers l'avant. La partie effilée est très souple et très mobile.

De même que les plastides somatiques, les spermatozoïdes sont plus grands chez le Volvox aureus que chez le Volvox globator. Ils ont 9 à 13 μ de longueur sur 2 à 4 μ de diamètre.

Le noyau ne devient visible qu'après coloration. Il est situé dans la moitié antérieure. Il est rond et pourvu d'un nucléole.

Les deux flagellums forment le prolongement de l'extrémité effilée. Leur longueur est de une fois et demie celle du corps du spermatozoïde.

Les deux vacuoles pulsatiles sont situées dans la moitié antérieure, l'une derrière l'autre, un peu en arrière et non loin du stigma.

La colonie spermienne est d'un jaune brun verdâtre clair. Le spermatozoïde, examiné à un grossissement suffisant, montre un chromatophore nettement coloré en vert jaunâtre pâle.

Ce chromatophore, de forme aplatie, est logé immédiatement sous un ectoplasme très réduit. Il embrasse l'extrémité arrondie du spermatozoïde, se porte latéralement du côté de l'extrémité effilée et envoie, vers cette extrémité, de un à trois prolongements de forme allongée.

Un pyrénoïde est logé dans la partie arrière du chromatophore. Ce pyrénoïde n'est, en général, visible qu'après coloration de son amidon par l'iode.

Le stigma rouge est situé sur l'un des prolongements antérieurs du chromoplaste.

Stigma de l'androgonidie et stigma des spermatozoïdes du Volvox aureus. — D'après Overton (1889, p. 27) le stigma de l'androgonidie disparaît, probablement à la suite d'une fragmentation, au moment où la division va commencer. Quelquefois, après le début de la division, on le retrouve dans l'une des cellules où il ne joue plus un rôle actif. Il peut même se retrouver finalement dans l'un des spermatozoïdes du faisceau, spermatozoïde qui, malgré cela, produit, comme ses congénères, un petit stigma fonctionnel, de grosseur et de situation normales. Cette observation montre bien que le stigma du spermatozoïde est une néoformation et non pas le résultat d'une division du gros stigma de l'androgonidie.

GYNOGONIDIUM

Gynogonidie

La gynogonidie se différencie d'avec les plastides somatiques peu après l'achèvement des bipartitions du bourgeon.

D'abord de forme étoilée, comme les plastides somatiques, la gynogonidie du Volvox globator ne tarde pas à prendre une forme arrondie.

La gynogonidie qui n'a pas encore commencé à se développer en oosphère ressemble tout d'abord à une cladogonidie au point de ne pouvoir en être distinguée. Ce n'est que plus tard qu'elle prend des caractères, et, en particulier, une coloration permettant de la reconnaître comme étant une gynogonidie.

Gynogamète ou oosphère

Très activement nourrie par la voie des plasmonèmes, la gynogonidie grossit considérablement, sans se diviser, et donne une oosphère mûre pour la gamie (gynogamète, macrogamète, oospore).

Chez le Volvox globator (Overton, 1889, p. 33) la transformation de toutes les oosphères d'un même individu marche, à un jour près, avec la même vitesse.

L'oosphère est d'un vert bien plus foncé que celui des autres plastides y compris les cladogonidies et leurs produits. Cette coloration résulte de la grande quantité de chlorophylle contenue dans le chromoplaste. Ce dernier emmagasine une assez forte proportion de réserves amylacées.

Malgré la variabilité de la grosseur du méride qui la produit, la grandeur, la forme et l'aspect de l'oosphère sont assez constants, aussi bien chez le Volvox globator que chez le Volvox aureus.

Oosphère du Volvox globator. — Chez le Volvox globator, l'oosphère mûre pour la gamie possède un assez gros noyau et un certain nombre de pyrénoïdes entourés de granulations d'amidon. Elle mesure de 45 à 60 μ.

Oosphère du Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, le chromoplaste paraît aréolé par suite des épaississements correspondant à chacun des pyrénoïdes.

Ces derniers sont au nombre d'une soixantaine. Ils sont entourés d'une couche de grains d'amidon.

L'oosphère du Volvox aureus, plus grosse que celle du Volvox globator atteint 65 et même 70 μ de diamètre.

Klein (1890, p. 49) a remarqué que les faibles variations de grosseur des oosphères parvenues au terme de leur croissance, dépendent moins de la grosseur de l'individu et du nombre de ses oosphères que de la grosseur des plastides somatiques. Ce sont, en effet, les mérides à gros plastides qui ont les plus gros œufs, en sorte que, dans les peuplades composées d'individus à gros plastides somatiques, les oosphères mûres et les œufs sont toujours particulièrement gros. Chez le Volvox aureus, des individus à plastides somatiques de 8 à 10 μ ont donné des œufs de 70 μ.

Overton a représenté (1889, pl.4, fig.27 et 28) un œuf de Volvox aureus qui est sur le point ou qui vient d'être fécondé.

Développement parthénogénétique exceptionnel de l'oosphère

Les oosphères du Volvox aureus sont aptes, dans certains cas, à se développer parthénogénétiquement, in situ, sans passer par une période de repos.

On voit, en effet, se diviser, par bipartitions successives, de grosses cellules initiales si nettement caractérisées comme oosphères, par leur volume et leur coloration, qu'il est impossible de les confondre avec des cladogonidies.

Le développement de l'oosphère non fécondée ou œuf parthénogénétique donne un embryon identique au bourgeon provenant de la cladogonidie.

Overton (1889, p.32) a vu une colonie de Volvox aureus qui contenait quatre jeunes bourgeons aux stades de 4 et de 8 plastides et, en plus, un plastide initial, non divisé, qui présentait toutes les apparences d'une gynogonidie. Il avait, en effet, plus de 50 μ de diamètre, et la coloration, d'un vert foncé, qui caractérise normalement les oosphères mûres pour la fécondation. Or, le lendemain, ce plastide se divisait et évoluait comme les quatre cladogonidies.

C'est là, probablement, un cas de développement réellement parthénogénétique d'une gonidie ayant déjà subi la différenciation gynogonidienne.

Klein (1890, fig.4) donne aussi un exemple d'un tel développement parthénogénétique. Il rapporte (1890, p.51) qu'il a observé, à la fin d'août, deux individus femelles contenant, chacun, avec plusieurs œufs fécondés, une oosphère vierge de 50 μ ayant la couleur verte foncée, caractéristique,et qui, sans s'être au préalable entourée d'une enveloppe, était déjà divisée en quatre plastides.

Valeur comparée de la cladogonidie et de la gynogonidie

Chez le Volvox aureus, après une succession plus ou moins longue d'individus intercalaires, uniquement producteurs de bourgeons, on voit apparaître des individus subterminaux, simultanément producteurs de bourgeons et de gamètes et, finalement, des individus terminaux, uniquement producteurs de gamètes.

Le nombre des individus successifs, uniquement producteurs de bourgeons, qui précèdent l'apparition d'un individu gamétigène est très variable, suivant les conditions du milieu. Les choses semblent donc se passer comme si la cellule initiale de l'oosphère était une cellule initiale de bourgeon qui ne se différencierait en cellule initiale sexuelle que lors de la rencontre de conditions déterminantes spéciales.

La gynogonidie, et probablement aussi l'androgonidie, ne seraient ainsi que des cladogonidies précocement transformées en gamétogonidies. Sans la rencontre des conditions déterminantes de la sexualité, l'individu gamétigène qui fait suite à une série d'individus uniquement producteurs de cladogonidies serait resté, lui aussi, comme l'individu dont il est issu, un individu uniquement producteur de cladogonidies.

Butschli (1883-87, p.794), après avoir rappelé que l'œuf, à la suite du repos hivernal, se développe au printemps (Kirchner, Volvox aureus) par un processus tout à fait semblable à celui du développement, non différé, de la cladogonidie, considère comme justifiée l'assimilation de cette dernière avec un œuf parthénogénétique. Ces deux plastides initiaux donnent, en effet, l'un et l'autre, par une ontogénèse similaire, un individu de même nature. La différence ne consiste guère qu'en ce que l'œuf subit une longue période de repos et se développe par ses propres moyens, tandis que la cladogonidie entre immédiatement en division et, largement nourrie par le soma, s'accroît considérablement en même temps qu'elle se divise.

Klein (1889, p. 183) a aussi insisté sur le rapprochement qu'il y a lieu d'établir entre la cladogonidie et l'œuf. Il fait remarquer (1890, p. 54) que, si la cladogonidie et l'oosphère diffèrent considérablement, chez le Volvox, par leur grosseur et leur coloration, il n'en est pas de même chez l'Eudorina où ces deux sortes de plastides initiaux sont fort peu différenciés l'un de l'autre.

Chez le Volvox aureus, la présence simultanée, dans un même individu, de bourgeons issus de cladogonidies et d'oosphères est assez fréquente.

Gamie

Le plastide initial qui, au lieu de se développer en un bourgeon, subit la différenciation gynogamétaire et devient une oosphère n'est plus apte, sauf dans des circonstances exceptionnelles, à former un nouveau méride par ses propres moyens. Normalement, l'oosphère ne se comporte pas comme un œuf parthénogénétique, et, pour qu'il puisse se développer, il lui faut l'addition amphimixique d'un spermatozoïde, addition qui constitue la gamie.

Klein (1890, p. 84) a observé, dans un bassin de l'Institut zoologique de Fribourg-en-Brisgau, une peuplade anormale de Volvox globator dont tous les individus terminaux ont été femelles sans aucun mélange de mâles. Il n'y a pas eu réapparition de cette peuplade au printemps suivant.

Sauf dans le cas, plus ou moins exceptionnel, de dissociation de la colonie de spermatozoïdes dans l'intérieur de l'individu qui produit ces derniers, la colonie se libère et sa dissociation a lieu dans l'eau. Les spermatozoïdes nagent, sont attirés par les individus porteurs d'oosphères qu'ils rencontrent et pénètrent dans leur gelée.

C'est donc, dans l'intérieur même de l'individu où la gynogonidie est devenue un gynogamète que s'effectue la gamie.

Chez le Volvox globator, après la pénétration du spermatozoïde dans l'oosphère, le pronucléus mâle n'est pas immédiatement visible à cause de la présence de vacuoles grosses et nombreuses. Un peu plus tard, au moment où l'ectoplasme de l'œuf commence à former son enveloppe kystique, on voit, à côté du noyau femelle, un noyau beaucoup plus petit, qui est probablement le

pronucléus mâle. Peu après, mais avant l'achèvement de l'enveloppe kystique, la karyogamie est effectuée et l'on ne voit plus qu'un seul noyau (Overton, 1889, p.33).

Croisement des gamètes provenant des individus hermaphrodites

Les individus sexués du Volvox globator sont généralement monoïques, c'est-à-dire hermaphrodites (Volvox monoicus).

Ceux du Volvox aureus sont généralement dioïques (Volvox dioicus); mais ils peuvent être, eux aussi, monoïques.

Une étude attentive des individus hermaphrodites, c'est-à-dire producteurs, à la fois, d'oosphères et de colonies spermiennes montre que les deux catégories de gamètes n'arrivent presque jamais simultanément à maturité. L'autofécondation est ainsi exceptionnelle, et, soit par protérandrie, soit par protérogynie, il y a, presque toujours, dichogamie.

Protérandrie

Il y a généralement protérandrie dans les mérides hermaphrodites non producteurs de bourgeons.

Chez le Volvox globator, cela est à peu près constant.

Chez le Volvox aureus, il y a protérandrie chez les individus hermaphrodites à prépondérance mâle, c'est-à-dire du type dit sphérosirien.

Protérogynie

Chez le Volvox aureus, il y a généralement protérogynie dans deux cas :

a) Chez les individus formateurs de bourgeons, où ces derniers sont en nombre prépondérant, mais sont accompagnés de quelques oosphères et de quelques mérides spermiens (Klein, 1890, p. 62).

b) Chez les individus hermaphrodites, à prépondérance femelle et non formateurs de bourgeons, c'est-à-dire où les oosphères ne sont accompagnées que d'un nombre d'androgonidies ou de colonies spermiennes relativement très faible, insuffisant, tout au moins, pour donner à l'individu l'aspect dit sphérosirien.

Pénétration des spermatozoïdes dans les individus gynogonidigènes, chez le Volvox aureus

Les spermatozoïdes venus du dehors pénètrent dans l'intérieur des individus producteurs d'oosphères.

D'après quelques observations, Overton (1889, p. 30) pense que chez le Volvox aureus la pénétration s'effectue par l'aire phialoporique, aire dont la présence paraît être constante chez les Volvox aureus producteurs d'oosphères.

S'il en est bien ainsi, la région phialoporique constituerait une région perméable, virtuellement ouverte, qui constituerait une sorte d'orifice en rapport avec la reproduction, puisqu'il correspondrait à la fois au point de pénétration des spermatozoïdes et au point de sortie normale des bourgeons résultant du développement des cladogonidies.

Les spermatozoïdes pénètrent précocement dans l'intérieur des individus producteurs d'oosphères, par exemple à une époque où ces dernières n'ont guère atteint qu'un diamètre moitié de leur diamètre définitif. Ils traversent la gelée en y laissant la trace de leur passage, et on les voit parfois installés, en attente, dans la région centrale de la sphère, région qui est peut-être libre et en communication avec l'extérieur par un canal et un orifice phialoporiques virtuels.

Autogamie éventuelle du Volvox globator

Bien qu'en général il y ait certainement dichogamie chez le Volvox, par suite de séparation des sexes ou par suite d'hermaphrodisme accompagné de protérandrie (cas général des individus sexués chez le Volvox globator) ou de protérogynie, il est cependant possible qu'il y ait, parfois, autogamie chez le Volvox globator.

Cohn (1875) a constaté que les colonies de spermatozoïdes se dissocient dans l'intérieur même de l'individu producteur et y circulent. Pour ce motif, il considère le Volvox globator sexué, qui est monoïque, comme étant autofécondable.

Si, au moyen du liquide chromo-osmo-acétique ou de l'acide picrique, réactifs qui ne produisent pas de contraction, on fixe des individus producteurs de gamètes immédiatement après que

ces derniers se sont dissociés dans l'intérieur de l'individu producteur, on constate, en effet, que les spermatozoïdes se sont disséminés dans toutes les parties de la sphère. Il est donc possible qu'ils se portent sur les oosphères près desquelles ils se trouvent, car, bien que cela soit rare (Klein), la maturation des oosphères et celle des mérides spermiens peuvent marcher de pair et se terminer simultanément chez un même individu. Overton dit, d'ailleurs, que ses observations, sur des individus isolés à un stade très jeune, montrent qu'il peut y avoir gamie entre un œuf et un spermatozoïde issus d'un même individu (Overton, 1889, p.14, 32 et 35).

Klein (1890, p. 64) a constaté aussi, mais assez rarement, des cas où, au moment de la maturation des spermatozoïdes, les œufs étaient sur le point d'atteindre leur grosseur définitive.

Il n'en est pas moins vrai que la protérandrie habituelle et le fait que les spermatozoïdes se rencontrent souvent morts, accumulés en grand nombre autour des oosphères, montrent que, normalement, les spermatozoïdes et les oosphères n'arrivent pas simultanément à maturation et qu'il n'y a généralement pas d'autoféondation.

La gynogonidie se transformant directement en une oosphère, tandis que l'androgonidie donne un méride colonial de spermatozoïdes, il en résulte que, dans le cas d'autofécondation, la gamie a lieu, au point de vue du rang des mérides dans l'holophyte, entre une oosphère appartenant à un méride de rang n et un spermatozoïde appartenant à un méride de rang $n + 1$.

Œuf

Le résultat de la gamie est un nouveau plastide appelé zygote qui, par une certaine maturation, par une déshydratation de son protoplasme et par un enkystement, devient un œuf apte à se développer après une période de repos qui comprend la fin de la belle saison et l'hiver.

Les individus producteurs d'œufs périssent très peu de temps après la gamie, même avant l'achèvement de l'enkystement des œufs.

Enkystement de l'œuf

Immédiatement après l'achèvement du processus amphimixique, il se forme, autour du zygote, deux enveloppes kystiques appelées l'exine et l'intine. L'œuf, efficacement protégé, se trouve ainsi en mesure, après la destruction du méride qui a produit l'oosphère, de résister aux actions destructives qu'il pourra rencontrer jusqu'au retour, toujours assez lointain, des conditions nécessaires à la mise en route de son développement.

L'exine ou, tout au moins, ses strates superficielles, résistent à l'action de l'acide sulfurique étendu.

D'après Klein (1889, p.171), les enveloppes kystiques de l'œuf traitées par l'iode et par l'acide sulfurique, ne donnent pas la réaction caractéristique de la cellulose.

La coloration verte foncée de l'oosphère se transforme, dans l'œuf enkysté, en une coloration rougeâtre, d'un rouge brun à l'examen dans l'eau, d'un rouge orangé à l'examen dans la glycérine. La coloration rouge est due à la formation d'une matière huileuse, de couleur rouge orange, qui diffluе lorsque les œufs se brisent sous la pression d'une lamelle de verre.

Traitée par l'acide sulfurique, la matière colorante rouge des œufs enkystés (Haematochrom de Cohn) devient bleue et se rassemble en une gouttelette d'aspect huileux au centre de l'œuf. Après lavage et traitement par la potasse à 10 pour cent, elle reprend une coloration rouge (Overton, 1889, p.34).

L'œuf enkysté du Volvox globator a de 45 à 55 μ.

Celui du Volvox aureus est un peu plus gros. Il a de 60 à 70 μ. La maturation, après la fécondation, paraît être accompagnée d'une faible contraction.

Overton (1889, p.29) a figuré un œuf de Volvox globator qui vient d'être fécondé.

La transformation de l'oosphère fécondé en œuf enkysté dure environ 8 jours. Cette transformation s'accomplit en général dans l'intérieur même de l'individu producteur; mais elle est tout à fait indépendante de ce dernier car elle peut s'achever, ou même s'effectuer presque entièrement, en dehors de lui, dans les cas où il vient à être détruit précocement.

Enveloppes kystiques de l'œuf chez le Volvox globator. — Chez le Volvox globator, les deux enveloppes sont assez étroitement appliquées l'une contre l'autre.

L'intine est unie. L'exine forme un grand nombre de saillies coniques, contiguës, très prononcées, qui lui donnent un aspect d'étoile à pointes nombreuses. Un de ces œufs a été figuré par Stein (1878, pl.18, fig.3).

Overton a figuré (1889, fig.30 et 31 des œufs en train de former leurs deux enveloppes kystiques.

Enveloppes kystiques de l'œuf chez le Volvox aureus. — L'enveloppe kystique de l'œuf du Volvox aureus est sphérique et lisse. Très fragile, elle éclate souvent sous la pression d'un couvre-objet.

Elle montre, lorsqu'elle est complétement formée (Overton 1889, p.33) :

Une cuticule interne ou intine, étroitement appliquée sur le protoplasme;

Une cuticule externe ou exine, reliée, en un point, à l'intine, de telle manière que ces deux cuticules sont placées excentriquement l'une par rapport à l'autre;

Des strates de gelée, intercalées entre l'exine et l'intine.

Cette enveloppe kystique complexe n'est sans doute qu'une membrane cellulaire stratifiée, épaisse, unique qui donne une exine et une intine distinctes par suite de la gélification de ses strates moyennes, gélification qui peut débuter avant la formation des dernières strates qui correspondent à l'intine.

Overton (1889, p. 34) qui a isolé, le 28 septembre, une colonie contenant des œufs non encore pourvus de leurs enveloppes, en vue de déterminer la durée nécessaire à la formation de ces dernières, a observé ce qui suit :

Au bout de 3 jours, la coloration de l'œuf est jaunâtre. L'exine est complètement formée et l'intine est en voie de formation. Ces deux enveloppes sont concentriques.

Au bout de 5 jours, la coloration de l'œuf est rouge. L'exine et l'intine sont complètement formées. Elles sont séparées par de la gelée et sont excentrées.

HOLOBIONTE, HOLOPHYTE, HOLOZOITE

Chez les Protozoaires, et en particulier chez les Flagellates, le fait le plus remarquable que l'on rencontre, lorsqu'on étudie la série des individus qui dérivent successivement les uns des autres par bipartition, est que cette série est interrompue par l'apparition d'individus zygotaires, résultant de la gamie de deux individus libres qui méritent, déjà, d'être dénommés des gamètes.

Ces deux individus se sont spécialisés et ont acquis l'aptitude à s'attirer réciproquement, au point de fusionner intimement par un processus qui est certainement l'initium du processus amphimixique du Métazoaire supérieur.

Il est très remarquable que, dans l'ontogénèse du Métazoaire considérée comme fonction de sa phylogénèse, les stades monoplastidiens gamétaires ancestraux sont conservés avec la plus grande netteté et que l'intercalation de l'état d'œuf se trouve être le fait le plus constant dans toute succession continue d'individus, chez tous les Etres vivants.

La généralité et l'importance de l'apparition d'individus monoplastidiens femelles, les gymnogamètes, d'individus monoplastidiens mâles, les androgamètes, et, comme conséquence, d'individus monoplastidiens conjugués, les zygotes ou œufs fécondés, conduit à diviser toute série continue d'individus en ensembles successifs bien déterminés, séparés par l'intercalation de ces trois états monoplastidiens.

En conséquence, nous appellerons holobionte d'une espèce d'Etres vivants l'ensemble total, continu ou discontinu de tout ce qui dérive d'un œuf initial donné et s'étend jusqu'aux mérides producteurs de nouveaux œufs inclusivement, mais non compris les mérides qui dériveront de ces nouveaux œufs. L'holobionte peut se réduire à un seul méride produit par un œuf et producteur d'oosphères et de spermatozoïdes, ou comprendre plusieurs mérides formant un seul ou plusieurs individus.

L'holobionte peut-être appelé holophyte chez le Végétal et holozoïte chez l'Animal.

L'holobionte est simple lorsqu'il ne comprend qu'un seul individu hermaphrodite ou un seul couple d'individus de sexes séparés, individus qui peuvent, eux-mêmes, être des Métabiontes simples, c'est-à-dire formés d'un seul méride (Rotifères) ou des Métabiontes composés, c'est-à-dire formés de plusieurs mérides (Echinodermes, Arthropodes, Vertébrés).

L'holobionte est composé lorsqu'il comprend une série d'individus plus ou moins différents entre eux.

Le Volvox donne un exemple d'holobionte composé formé d'une série, parfois immense, d'individus variés dont chacun est un Métabionte simple.

Orthobionte, Orthophyte, Orthozoïte

On peut appeler orthobionte, la succession directe, plus ou moins variable dans chaque espèce, qui conduit d'un œuf donné à un premier nouvel œuf.

L'orthobionte peut être dénommé orthophyte chez le Végétal et orthozoïte chez l'Animal.

Orthophyte du Volvox

L'orthophyte du Volvox est la succession des mérides qui conduisent directement d'un œuf donné à un premier nouvel œuf

Il comprend :

1° Le méride ou individu initial, qui est formé par l'œuf et est producteur de cladogonidies;

2° Une succession d'individus simples dont chacun est formé par une cladogonidie et est formateur de cladogonidies;

3° Enfin, soit un méride, formateur ou non de cladogonidies, mais formateur à la fois de gamètes mâles et de gamètes femelles, soit deux mérides dioïques, formateurs, l'un, de gamètes mâles, l'autre, de gamètes femelles.

Division de l'orthophyte en sporophyte et gamétophyte

Chez les Végétaux, en général, l'orthophyte se divise en deux parties.

La première, le sporophyte, comprend la succession de tous les mérides qui conduisent directement d'un œuf considéré jusque, inclusivement, à un méride producteur de spores.

La seconde, le gamétophyte, comprend l'ensemble qui conduit de l'une des spores jusque, inclusivement, à un méride formateur de gamètes.

Cette division est ainsi basée sur l'apparition, dans le cours de l'orthophyte, de ces plastides initiaux libres, sortes de propagules spéciaux, caractérisés par leur état monoplastidien, que l'on appelle des spores. Les spores sont des plastides initiaux qui n'ont pas subi la polarisation sexuelle. Ils sont en mesure de ré-

sister aux circonstances défavorables, grâce à la constitution et en particulier à la déshydratation de leur protoplasme spécifique et grâce à la possession d'enveloppes efficacement protectrices. Ils sont adaptés, d'autre part, à se disséminer largement et facilement, grâce à leur petitesse et à leur nombre très considérable

Non-division de l'orthophyte du Volvox en sporophyte et gamétophyte

Dans l'ensemble des mérides qui constituent l'orthophyte du Volvox il n'y a pas de mérides formateurs de spores .

La cladogonidie, en effet, ne peut pas être considérée comme étant une spore, car elle n'en présente pas les caractères. Au lieu de se libérer et de se disséminer à l'état monoplastidien, elle demeure par ses plasmonèmes, en continuité protoplasmique avec le méride qui l'a formée et cette continuité persiste pendant la durée des bipartitions. La cladogonidie est le plastide initial d'un méride, qui, malgré sa situation interne dans le méride qui l'a produit, est un véritable bourgeon qui ne se libère qu'après avoir atteint son nombre définitif de plastides.

Il n'y a donc pas, chez le Volvox, de division de l'orthophyte en sporophyte et gamétophyte.

Des spores ont, peut-être, existé chez le Flagellate qui, par ses colonies sphériques, a donné naissance au Volvox; mais, chez ce dernier, où elles seraient d'ailleurs peu utiles à la dissémination, elles n'existent pas.

HOLOPHYTE DU VOLVOX

L'holophyte du Volvox comprend la série suivante de mérides, mérides qui sont, ici, des individus :

1° Un méride initial, produit par l'œuf et producteur de cladogonidies;

2° Une succession de mérides intercalaires, asexués, dont chacun est produit par une cladogonidie et est producteur de cladogonidies;

3° Eventuellement (Volvox aureus), quelques mérides intercalaires clado-androgonidiens;

4° Eventuellement (Volvox aureus), dans chacune des ramifications constitutives de l'holophyte, un méride subterminal sexué, produit par une cladogonidie et producteur à la fois de

gamétogonidies et de cladogonidies, ces dernières étant productrices d'individus exclusivement gamétigènes.

5° Normalement, à la fin de chacune des ramifications constitutives de l'holophyte, un méride terminal, sexué, exclusivement gamétigène.

Pour former cette longue série de mérides, le protoplasme spécifique apporté par l'œuf s'accroît considérablement. Au cours de son accroissement, ce protoplasme se sépare, à plusieurs reprises, en deux parties : l'une donne un soma condamné à mourir; l'autre, momentanément nourrie et protégée par le soma qui la loge, conserve, intactes, dans les cladogonidies, les propriétés du protoplame spécifique. Une certaine quantité de protoplasme spécifique intact, identique, aux mutations près, au protoplasme de l'œuf qui a formé l'holophyte considéré, parvient ainsi, de cladogonidie en cladogonidie, jusqu'à l'œuf initial de l'holophyte suivant.

MÉRIDE INITIAL DE L'HOLOPHYTE

Œuf

L'oosphère qui se développe parthénogénétiquement (œuf parthénogénétique) ou, plus généralement, le zygote enkysté résultant de la gamie d'une oosphère et d'un spermatozoïde (œuf fécondé), constituent le plastide initial de l'holophyte.

Repos hivernal de l'œuf fécondé

L'œuf en train de s'enkyster ou déjà complètement enkysté demeure logé, pendant un court espace de temps, dans l'individu où il s'est formé. Mais, bientôt, cet individu meurt, se décompose et disparaît, laissant les œufs à nu sur le fond de l'aquain.

D'après Klein (1890, p.83), l'œuf ne se développe pas dans le courant de la belle saison pendant laquelle il s'est formé, mais seulement après l'hiver. Il ne peut donc pas y avoir deux holophytes consécutifs dans le courant d'une même année et il en résulte que la composition de l'holophyte et celle du cycle annuel sont identiques chez le Volvox.

Le repos de l'œuf comprend donc, éventuellement, une certaine période de la belle saison, et, nécessairement, sauf peut-être dans quelques cas exceptionnels, toute la période hivernale.

Résistance de l'œuf à la dessication

L'œuf peut se contracter un peu sous l'action de la dessication. A cet état il demeure longtemps très résistant aux actions destructives et conserve son pouvoir germinatif. Il reprend sa forme dès qu'il se retrouve dans l'eau.

Les œufs conservés à sec, dpuis le commencement de l'automne jusqu'à la fin de l'hiver, germent comme ceux qui, pendant ce laps de temps, ont séjourné dans l'eau.

Développement de l'œuf

Le développement de l'œuf, en un embryon qui deviendra l'individu initial de l'holophyte, a été observé par Kirchner (1879, p.98). Ce développement concorde, au nourrissement près, avec le développement de la cladogonidie en un bourgeon.

Dès que surviennent les conditions voulues pour son développement, l'œuf enkysté se divise par des bipartitions successives qui produisent un nombre de plastides de plus en plus grand.

Le protoplasme de l'œuf se répartit, sans s'accroître sensiblement, entre ces plastides et le volume de ces derniers se trouve réduit, à peu près de moitié, à chaque bipartition.

Le résultat de ces bipartitions est une phialéa qui est encore pourvue de son phialopore lorsqu'elle s'est libérée des enveloppes de l'œuf et nage librement.

Méride formé par l'œuf

La phialéa ainsi formée par l'œuf est le méride inaugural de l'holophyte. Comme tous les autres mérides qui vont dériver de lui, il est libre et constitue, par conséquent, un individu. Sa forme est sensiblement sphérique. Son gonidium est composé seulement de cladogonidies.

MÉRIDES INTERCALAIRES ASEXUÉS

Chacune des cladogonidies produites par le méride initial, forme un méride qui est l'origine d'une succession multiramifiée, plus ou moins considérable suivant les circonstances, de mérides intercalaires asexués, libres, qui font suite au méride initial et précédent les premiers mérides gamétigènes.

Tous les mérides intercalaires asexués ont une ontogénèse identique. Ils se libèrent peu de temps après avoir achevé leurs bipartitions, différencié leur phialoderme en soma et gonidium et

développé leurs flagellums. La libération a lieu par la rupture de la gelée du méride producteur qui, épuisé, ne tarde pas à mourir.

Cette succession de mérides asexués intercalaires, qui peut comprendre un nombre immense de mérides, dure pendant un temps très variable, correspondant à la durée de la persistance de certaines conditions dans le milieu extérieur. Elle peut cesser de très bonne heure ou se prolonger tard en saison.

MÉRIDES SUBTERMINAUX SEXUÉS

Le plus souvent il n'y a pas présence simultanée de bourgeons et d'oosphères dans un même méride. Cela arrive cependant, assez fréquemment, au moins chez le Volvox aureus. En effet, lorsque le développement de l'holophyte est déjà assez avancé et que surviennent des conditions nouvelles, il arrive que l'on constate la présence d'un certain nombre de mérides caractérisés par la différenciation gynogamétaire de quelques-unes seulement de leurs gonidies.

Ces mérides sexués, à la fois producteurs de gynogonidies et de cladogonidies sont des mérides subterminaux. Ils ne clôturent pas la ramification holophytique à laquelle il appartiennent, mais les bourgeons qu'il produisent sont uniquement producteurs de gamètes et ces bourgeons sont, eux, définitivement terminaux de la ramification en question.

Chez le Volvox aureus, on rencontre fréquemment des individus produisant à la fois des cladogonidies et des androgonidies, mais ces individus ne sont pas, tous, des mérides subterminaux; ils peuvent appartenir à la catégorie des mérides intercalaires.

MÉRIDES TERMINAUX SEXUÉS

Finalement, chacune des ramifications de l'holophyte se termine par un méride exclusivement gamétigène, c'est-à-dire ne produisant que des gamétogonidies non accompagnées de cladogonidies.

Mérides terminaux mâles. — Les mérides terminaux mâles (Volvox aureus) sont les mérides qui produisent exclusivement des plastides initiaux dont chacun est formateur d'un méride spermien.

Mérides terminaux femelles. — Les mérides terminaux femelles (Volvox aureus) sont les mérides qui produisent seulement des gynogamètes ou oosphères.

Mérides terminaux hermaphrodites. — Chez le Volvox globator, les mérides terminaux sont hermaphrodites (monoïques). Ils produisent des plastides initiaux mâles et des plastides initiaux femelles.

Chez le Volvox aureus, on rencontre aussi, quelquefois, des mérides terminaux hermaphrodites. Les uns sont à prépondérance mâle, les autres à prépondérance femelle.

CLOTURE DE L'HOLOPHYTE

Tout méride sexué exclusivement producteur de gamètes clôture, par la mort ou par la gamie de tous ses gamètes, l'une des ramifications de l'holophyte.

L'holophyte est, lui-même, totalement terminé par la clôture générale de toutes ses ramifications.

Dès qu'un gynogamète devient apte à évoluer parthénogénétiquement ou que, par gamie avec un androgamète, il a donné un zygote, on est en présence du plastide initial d'un nouvel holophyte.

ENSEMBLE, SUPPOSÉ NON DISSOCIÉ, DES MÉRIDES CONSTITUTIFS DE L'HOLOPHYTE DU VOLVOX

Si les mérides qui composent l'holophyte du Volvox étaient externes, les plus jeunes par rapport aux plus anciens, ne se sépareraient pas et ne mouraient pas d'une façon précoce, on aurait, à partir du méride initial, un ensemble ramifié, continu, extrêmement touffu.

Les nombreuses ramifications d'un tel ensemble seraient formées, d'abord, de mérides asexués. Elles porteraient ensuite, éventuellement (Volvox aureus), quelques mérides non terminaux clado-androgonidiens et des mérides subterminaux clado-gynogonidiens puis, enfin, chacune d'elles se clôturerait par un méride terminal, c'est-à-dire exclusivement gamétigène, mâle ou femelle (Volvox aureus) ou hermaphrodite (Volvox globator).

Nombre des mérides ou individus constitutifs de l'holophyte du Volvox

Chez le Volvox, le nombre des mérides ou individus compris dans un holophyte peut-être énorme et cela explique la pullulation extraordinaire des individus dans le cas, assez exceptionnel il est vrai, où ils rencontrent, d'une façon continue et prolongée, les circonstances qui leur conviennent.

Si le méride initial et les mérides intercalaires asexués qui lui font suite donnent chacun, ce qui est tout à fait normal, 8 cladogonidies par méride, le nombre des mérides de rang n est de 8^n. L'holophyte peut certainement comprendre plus de dix rangs successifs, ce qui correspond à plus d'un milliard d'individus.

CYCLE ANNUEL

Après avoir examiné sommairement la constitution morphologique générale de l'ensemble que nous avons dénommé holophyte, examinons quels sont, chez le Volvox, les rapports de cet holophyte avec les saisons.

Si on laisse de côté celles des oosphères qui se développent parthénogénétiquement et ceux des œufs enkystés qui, dans des cas exceptionnels, se développent peu de temps après leur formation et ne traversent qu'une période de repos très courte, ne comprenant pas la mauvaise saison, on peut dire que, en règle générale, la durée de l'holophyte est une année, ou que le cycle annuel ne comprend qu'un seul holophyte.

Le cycle annuel, qui coïncide, ici, avec l'holophyte, se divise en deux périodes :

1. Une période de repos de l'œuf enkysté.
2. Une période d'activité ontogénétique.

Période de repos de l'œuf enkysté

Cette période commence, à la date, très variable, de la formation de l'œuf. Elle comprend la fin de la belle saison et toute la mauvaise saison, jusqu'au retour des premiers beaux jours, en mars ou en avril.

Période d'activité ontogénétique

En cas d'arrivée précoce et de persistance continue de conditions favorables, la période d'activité peut s'étendre depuis la fin de février jusqu'au commencement de décembre.

Généralement, elle ne s'étend que depuis la fin de mars jusqu'au commencement de novembre.

Si les circonstances sont défavorables, elle peut ne commencer que beaucoup plus tardivement, finir beaucoup plus tôt et n'avoir par conséquent qu'une durée beaucoup plus courte. Dans ce cas la période de repos devient très longue.

Variabilité de la composition du gonidium suivant les époques et les localités

Le développement du Volvox comporte des conditions nécessaires et suffisantes dont les limites sont assez étroitement rapprochées; mais il n'y a guère, entre ces limites, de conditions pouvant être considérées comme moyennes et normales. Pour arriver à connaître toutes les combinaisons que le gonidium, dont l'évolution ontogénétique est si fortement influencée par les variations du milieu extérieur, est capable de présenter, il faut poursuivre les observations dans des localités différentes et pendant plusieurs années. La variété des résultats fournis par de telles observations prouve combien elles sont nécessaires.

Variabilité de la composition du gonidium au même moment, dans une même peuplade

Les individus étant très mobiles et pouvant rencontrer en divers points de leur habitat des conditions d'existence variées, il en résulte que les individus simultanément présents dans une même peuplade peuvent présenter, au point de vue de la nature de leur gonidium, une assez grande variété.

Le plus souvent, il y a prépondérance d'individus asexués.

Cette prépondérance est la règle lorsque la peuplade est très dense.

Il est très rare de rencontrer seulement des individus exclusivement gamétigènes, puisque cela ne peut se présenter qu'au moment précis ou toute une population est sur le point de clôturer, pour le restant de la belle saison, tous ses holophytes.

Période de multiplication exclusivement cladogonidiale

Les œufs éclosent généralement en mars ou au début d'avril. Les individus issus des œufs et, pendant quelques semaines, tous les individus qui en dérivent successivement, sont asexués, c'est-à-dire exclusivement producteurs de cladogonidies.

Apparition des individus sexués ou gamétigènes

A la suite de la période de multiplication des individus exclusivement producteurs de cladogonidies, apparaissent souvent des individus sexués non terminaux (clado-androgonidiens, clado-gynogonidien, clado-andro-gynogonidien) et, finalement, des individus sexués terminaux exclusivement producteurs de gamétogonidies mâles, femelles ou hermaphrodites.

Epoques de présence d'individus sexués

Volvox globator

Chez le Volvox globator, d'après Klein (1890, p.85), il n'y a jamais apparition d'individus sexués avant la fin de mai.

Des individus sexués du Volvox globator ont été vus en mai et en juin (Klein), à la fin de juin (Falkenberg), en août (Stein), en octobre et novembre (Cohn et Klein, 1889 p. 192.)

Volvox aureus

Chez le Volvox aureus, les premiers individus sexués apparaissent généralement dans la deuxième quinzaine d'avril ou au commencement de mai, c'est-à-dire plus précocement que chez le Volvox globator. A partir de mai, la présence exclusive d'individus asexués devient exceptionnelle. (Klein, 1890, p.85 et 86).

Individus producteurs de gynogonidies. — Dans les récoltes d'Overton (1889, p.24) le Volvox aureus a donné les premiers individus producteurs de gynogonidies à la fin de juin.

Individus producteurs d'androgonidies. — Les diverses catégories d'individus producteurs d'androgonidies se rencontrent assez fréquemment, chez le Volvox aureus, depuis le mois de mai jusqu'au mois de novembre.

Toutefois, il résulte de la sensibilité de la composition du gonidium aux actions extérieures que diverses formes productrices de spermatozoïdes, à savoir :

les individus clado-androgonidiens,

les individus gyno-androgonidiens,

les individus androgonidiens du type sphérosirien,

les individus androgonidiens du type endosphérosirien

ne se rencontrent jamais, en quantité considérable, ensemble dans un même aquain et lorsque, par hasard, on trouve deux de ces formes réunies, on peut supposer que l'on est dans une période de passage de l'une à l'autre (Klein, 1890, p.89). Il est, en particulier, bien rare de rencontrer simultanément les deux formes mâles, sphérosirienne et endosphérosirienne.

Irrégularité des époques d'apparition des individus sexués

La constitution du gonidium de l'individu dépendant, dans une très large mesure, des circonstances rencontrées, il en résulte :

1° que l'appartion des individus sexués survient à des époques très variables;

2° que ces individus sexués présentent une grande variabilité dans la composition de leur gonidium.

Ainsi, tandis que dans une peuplade donnée il y aura des individus sexués, soit à plusieurs reprises dans le courant de l'année, soit même, pour ainsi dire, à toute époque de l'année, on rencontrera, dans des aquains tout à fait voisins, des peuplades, parfois immenses, qui, jusqu'à la fin de la saison, ne donnent aucun individu sexué.

Pullulation des individus asexués dans le cas d'apparition tardive des individus sexués

Lorsque les conditions demeurent longtemps constantes et tout à fait favorables à la multiplication asexuée, la différenciation sexuelle ne se manifeste que tardivement.

C'est d'ailleurs, probablement, le cas de l'holophyte normal et c'est ce qui explique pourquoi la plupart des récoltes faites dans le courant de la belle saison, ne fournissent, tout au moins en ce qui concerne le Volvox globator, que des individus asexués.

La longue persistance de la multiplication exclusivement cladogonidiale entraîne une énorme multiplication des individus asexués. Ces derniers arrivent, dans ce cas, à pulluler et à envahir rapidement tout l'espace qui leur est offert.

Maxima momentanés d'activité sexuelle et réductions conséquentes de la densité de la population

En outre de la présence plus ou moins sporadique d'individus sexués, pendant la durée de la belle saison, il peut y avoir, et cela à un moment quelconque, même au printemps, aussi bien chez le Volvox globator que chez le Volvox aureus, des maxima momentanés, très importants, d'activité sexuelle.

L'apparition de chacun de ces maxima est généralement suivie d'une très grande réduction de densité de la population, réduction qui résulte de la clôture d'un grand nombre de ramifications holophytiques. Il est rare, toutefois, lorsque la saison est peu avancée, que cette apparition entraîne une clôture générale de tous les holophytes de l'aquain; il y a, presque toujours, un certain nombre de jeunes individus qui trouvent à se soustraire aux conditions qui suspendent la multiplication cladogonidienne et, le plus souvent, un retour des conditions voulues ramène une nouvelle période d'active multiplication.

Epoque d'extinction des peuplades

L'extinction d'une peuplade peut être très précoce. Elle peut avoir lieu dès le printemps et, cela, non par la mort, sous l'influence de conditions défavorables, de tous les individus qui composent la peuplade, mais par une clôture régulière du cycle annuel, clôture qui, résultant de ce que toutes les cladogonidies donnent des individus gamétigènes, assure la production d'œufs et, par conséquent, la réapparition de l'espèce au début de la belle saison suivante.

Généralement, l'extinction n'est pas aussi précoce et n'a lieu qu'à une époque assez avancée de l'automne.

Overton (1889, p.24) a constaté, chez le Volvox aureus, la cessation de la multiplication par cladogonidies dans le courant d'octobre et, à la fin du même mois, l'extinction résultant de l'apparition des individus producteurs d'oosphères.

L'extinction peut être extrêmement tardive. Klein (1889, p.45) a recueilli des Volvox globator vivants, dans les bassins de l'Institut zoologique de Fribourg-en-Brisgau, jusqu'au milieu de décembre, sous deux centimètres de glace.

EXAMEN DES DIVERSES CATÉGORIES DE MÉRIDES OU INDIVIDUS QUI SE RENCONTRENT DANS L'HOLOPHYTE DU VOLVOX

Les diverses sortes de mérides ou individus qui se rencontrent dans l'holophyte du Volvox peuvent être classés en plusieurs catégories établies :

A. D'après la situation que l'individu occupe dans l'holophyte.

B. D'après la nature et la composition si variables du gonidium de l'individu.

Le tableau synoptique de la page suivante résume ce classement.

Les catégories et divisions de ce tableau pourraient être subdivisées :

1° d'après la nature de celles des gonidies qui sont en nombre relativement prépondérant;

2° d'après la nature de celles des gonidies dont le développement est le plus précoce;

3° d'après la nature du gonidium des bourgeons encore inclus dans l'individu qui les a formés.

En effet :

1° Dans les catégories où le gonidium de l'individu comprend deux ou les trois sortes de gonidies, l'une de ces sortes peut être prépondérante, ce qui peut donner : des individus :

a) à prépondérance cladogonidienne,

b) à prépondérance androgonidienne,

c) à prépondérance gynogonidienne.

2° Dans les catégories où le gonidium de l'individu comprend deux ou les trois sortes de gonidies, le développement de l'une de ces sortes peut être relativement plus rapide, ce qui peut donner des individus :

a) protérocladiques,

b) protérandriques,

c) protérogyniques.

3° Enfin, chez les individus formateurs de bourgeons, ces derniers peuvent, parfois, laisser reconnaître, avant leur libération, la nature de leur gonidium. Lorsqu'il en est ainsi, les catégories peuvent se subdiviser d'après la nature de leurs bourgeons qui, suivant les cas, peuvent être tous des bourgeons de l'une des sortes appartenant aux catégories intercalaire, subterminale ou terminale ou un mélange de plusieurs de ces sortes.

Tableau des diverses catégories de mérides ou individus qui peuvent se présenter dans l'holophyte du Volvox.

CATÉGORIES établies d'après la situation de l'individu dans l'holophyte.	DIVISIONS DES CATÉGORIES PRÉCÉDENTES établies d'après la nature du gonidium de l'individu.
Individu initial Son gonidium est formé uniquement de cladogonidies formatrices de bourgeons uniquement cladogonidigènes.	
Individus intercalaires Leur gonidium comprend un certain nombre de cladogonidies formatrices de bourgeons cladogonidigènes.	*Asexués* producteurs uniquement de cladogonidies cladogonidigènes. *Mâles* producteurs à la fois de cladogonidies cladogonidigènes et d'androgonidies. *Femelles* producteurs à la fois de cladogonidies cladogonidigènes et de gynogonidies (Cette catégorie n'existe peut être pas). *Hermaphrodites* producteurs à la fois de cladogonidies cladogonidigènes, d'androgonidies et de gynogonidies (Cette catégorie n'existe peut être pas).
Individus subterminaux Leur gonidium comprend un certain nombre de cladogonidies qui, toutes, sont formatrices de bourgeons uniquement gamétogonidigènes.	*Asexués* producteurs uniquement de cladogonidies gamétogonidigènes. *Mâles* producteurs à la fois de cladogonidies gamétogonidigènes et d'androgonidies. *Femelles* producteurs à la fois de cladogonidies gamétogonidigènes et de gynogonidies. *Hermaphrodites* producteurs à la fois de cladogonidies gamétogonidigènes, d'androgonidies et de gynogonidies.
Individus terminaux Leur gonidium ne comprend que des gamétogonidies.	*Mâles* producteurs uniquement d'androgonidies. Chez le Volvox aureus, ces mâles sont de 3 sortes : a. les mâles endosphérosiriens, b. les mâles spherosiriens, à colonies spermiennes, toutes tabulaires, c. les mâles sphérosiriens, à colonies spermiennes, en partie phialulaires. *Femelles* producteurs uniquement de gynogonidies. *Hermaphrodites* producteurs à la fois d'androgonidies et de gynogonidies.
Mérides coloniaux spermiens Ces mérides sont formés uniquement d'androgamètes Ils présentent soit la forme tabulaire, soit la forme phialulaire.	

C'est, surtout, le Volvox aureus qui fournit des exemples de ces diverses catégories, car un bon nombre d'entre elles manquent totalement chez le Volvox globator. Les auteurs qui ont précédé Klein ont, relativement à la variété du gonidium de l'individu chez cette dernière espèce, décrit un assez grand nombre de combinaisons différentes, et Klein, lui-même (1889, p.192), avait d'abord admis cette variété; mais, dans une série de recherches plus récentes, recherches qui ont porté sur un matériel extrêmement riche et provenant de localités très variées, il a trouvé à peu près exclusivement (1890, p.34) :

1° des individus asexués,

2° des individus terminaux hermaphrodites protérandriques.

Les autres formes sont douteuses ou exceptionnelles. Des erreurs peuvent certainement résulter d'accidents de préparations.

Individu initial

Il peut arriver que l'oosphère, se comportant comme un œuf parthénogénétique, se développe immédiatement, in situ, à la façon d'une cladogonidie. Mais, cela est très exceptionnel et, presque toujours, l'oosphère reçoit un spermatozoïde. L'œuf ainsi fécondé s'entoure, comme nous l'avons vu, d'une enveloppe kystique complexe et reste en repos pendant un laps de temps variable.

L'œuf, parthénogénétique ou fécondé, se développe, en un embryon qui donne le premier méride ou individu inaugural de l'holophyte.

Cet individu est toujours exclusivement producteur de cladogonidies. Le nombre de ces dernières est, souvent chez le Volvox aureus, et presque toujours chez le Volvox globator, de huit.

Individus intercalaires

Les individus intercalaires sont les individus qui sont produits par une cladogonidie et qui sont produteurs de cladogonidies formatrices de bourgeons cladogonidigènes.

Ils forment des séries intercalées entre l'individu initial et les individus sexués subterminaux ou terminaux.

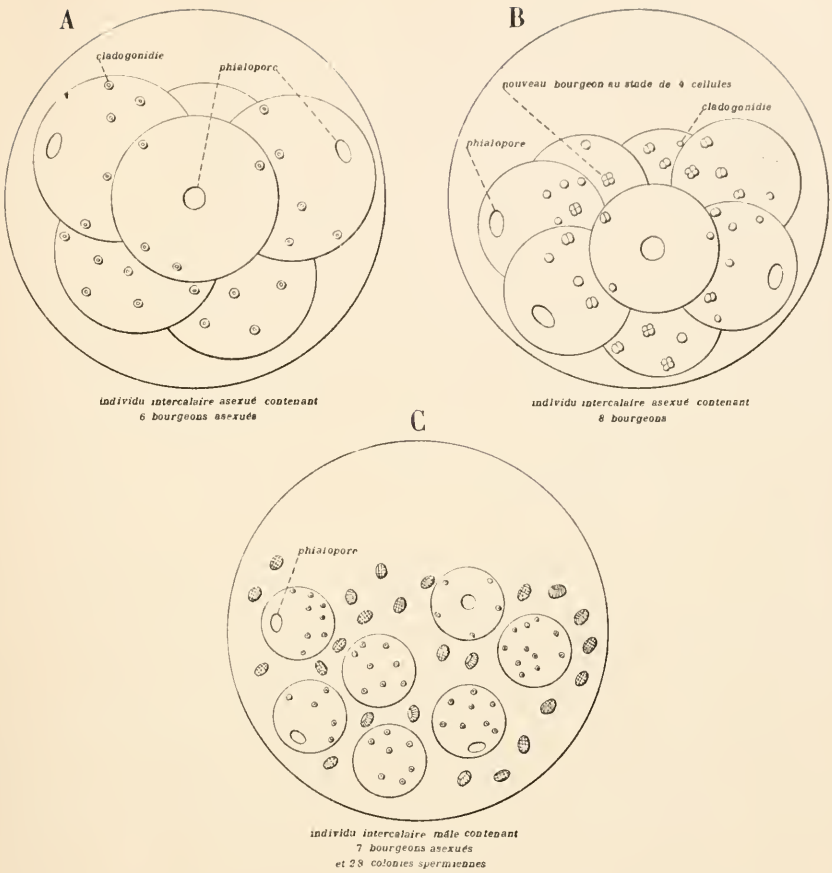

Fig. 13. — Cette figure et les deux suivantes donnent, schématiquement, des exemples de chacun des principaux types d'individus constitutifs de l'holophyte du Volvox aureus. L'individu initial, non figuré, ne diffère en rien, si ce n'est par son origine, des individus intercalaires asexués. La figure 13 se rapporte aux individus intercalaires; la figure 14, p. 117, aux individus subterminaux; la figure 15, p. 119, aux individus terminaux.

Dans tous ces schémas, l'individu est représenté simplement par un contour circulaire, sans figuration d'aucune de ses cellules somatiques. On n'a représenté, et cela, d'une façon aussi sommaire que possible, que le gonidium de l'individu ou les produits, plus ou moins développés, provenant du développement de ce gonidium.

A, B, C. Schémas d'individus intercalaires, c'est-à-dire d'individus dont le gonidium comprend des cladogonidies formatrices de bourgeons cladogonidigènes.

A. Individu intercalaire, asexué, porteur de bourgeons qui sont sur le point de se libérer.

B. Autre individu intercalaire, asexué, porteur de bourgeons qui sont sur le point de se libérer et qui ont déjà, ce qui est exceptionnel, divisé leurs cladogonidies en 2 et même en 4 cellules.

C. Individu intercalaire mâle. (L'individu intercalaire femelle n'existe probablement pas).

Cette catégorie se divise en deux :

1°) celle des individus intercalaires asexués,

2°) celle des individus intercalaires mâles.

Individus intercalaires asexués

Les individus intercalaires asexués sont les individus qui sont produits par une cladogonidie et sont uniquement producteurs de cladogonidies.

Volvox globator. — Chez le Volvox globator, les individus intercalaires asexués constituent, en général, la presque totalité de chaque récolte. Ils pullulent, par centaines de mille, dans les aquains où l'espèce trouve les circonstances favorables à son développement, et cela dure tant que ne surviennent pas les circonstances spéciales qui déterminent les gonidies à évoluer non plus vers l'état de cladogonidie, mais vers celui de gamétogonidie mâle ou femelle.

Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, les individus intercalaires asexués (fig.13, A et B, p.115) ne sont, proportionnellement, pas aussi abondants que chez le Volvox globator, à cause de la présence fréquente d'un nombre assez considérable d'individus intercalaires clado-androgonidiens et d'individus subterminaux.

Lorsqu'ils sont suffisamment âgés, les individus exclusivement cladogonidigènes montrent, emboîtés l'un dans l'autre :

1° L'individu formateur;

2° Les jeunes individus formés par ses cladogonidies;

3° Le gonidium de ces jeunes individus.

Les gonidies qui constituent ce gonidium peuvent, avant la libération du jeune individu dont ils font partie, se différencier et même se développer suffisamment pour montrer leur nature. Dans ce cas, on peut reconnaître le type auquel appartient le jeune individu non encore libéré.

Individus intercalaires sexués

Les individus intercalaires sexués sont les individus qui sont produits par une cladogonidie et sont producteurs à la fois :

1° de gamétogonidies;

2° de cladogonidies formatrices de bourgeons cladogonidigènes.

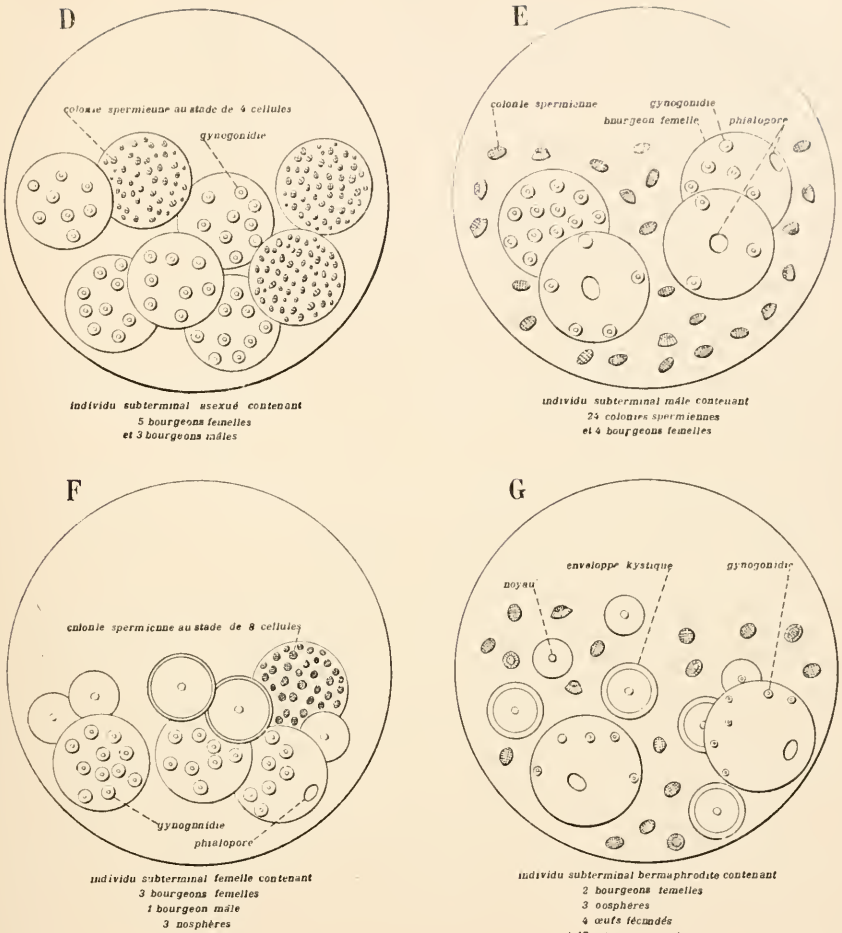

Fig 14. — Volvox aureus. Schémas d'individus subterminaux, c'est-à-dire d'individus dont dont le gonidium comprend des cladogonidies qui sont, toutes, formatrices de bourgeons exclusivement gamétigènes.

D. Individu subterminal asexué. Son cladogonidium a donné des bourgeons dont les uns sont mâles et les autres femelles, mais il peut arriver qu'il n'y ait qu'un seul des deux sexes.

E. Individu subterminal mâle, formateur de bourgeons femelles. (Il n'existe probablement pas d'individu subterminal mâle formateur de bourgeons mâles).,

F. Individu subterminal femelle. Son cladogonidium a donné des bourgeons dont l'un est mâle et les autres femelles.

G. Individu subterminal hermaphrodite.

Individus intercalaires mâles

Les individus intercalaires mâles sont les individus qui sont produits par une cladogonidie et sont producteurs à la fois :

1° d'androgonidies,

2° de cladogonidies formatrices de bourgeons cladogonidigènes.

Cette catégorie n'existe probablement pas chez le Volvox globator, mais elle existe chez le Volvox aureus (fig.13, C, p.115). Chez cette espèce, en effet, on rencontre fréquemment des colonies dans lesquelles la plupart des individus producteurs de cladogonidies contiennent aussi quelques androgonidies.

Klein (1889, p.186) a constaté, dans une certaine localité, qu'à partir d'août, presque tous les individus producteurs de cladogonidies donnaient de une à trois douzaines d'androgonidies.

Individus intercalaires femelles

La catégorie des individus intercalaires femelles serait celle des individus qui seraient produits par une cladogonidie et seraient producteurs à la fois :

1° de gynogonidies,

2° de cladogonidies formatrices de bourgeons cladogonidigènes.

Il n'est pas démontré que cette catégorie existe réellement. Il y a bien, chez le Volvox aureus, des individus producteurs à la fois de gynogonidies et de cladogonidies, mais ces dernières semblent toujours donner des bourgeons exclusivement gamétogonidigènes, c'est-à-dire des bourgeons terminaux. Ces individus gyno-cladogonidiens n'appartiennent donc pas à notre catégorie des individus intercalaires, mais à celle des individus subterminaux.

Individus subterminaux

Les individus subterminaux sont les individus qui sont producteurs de cladogonidies formatrices de bourgeons exclusivement gamétogonidigènes.

Individus subterminaux asexués

Les individus subterminaux asexués (fig.14, D, p.117) sont les individus qui sont exclusivement producteurs de cladogonidies formatrices de bourgeons exclusivement gamétogonidigènes.

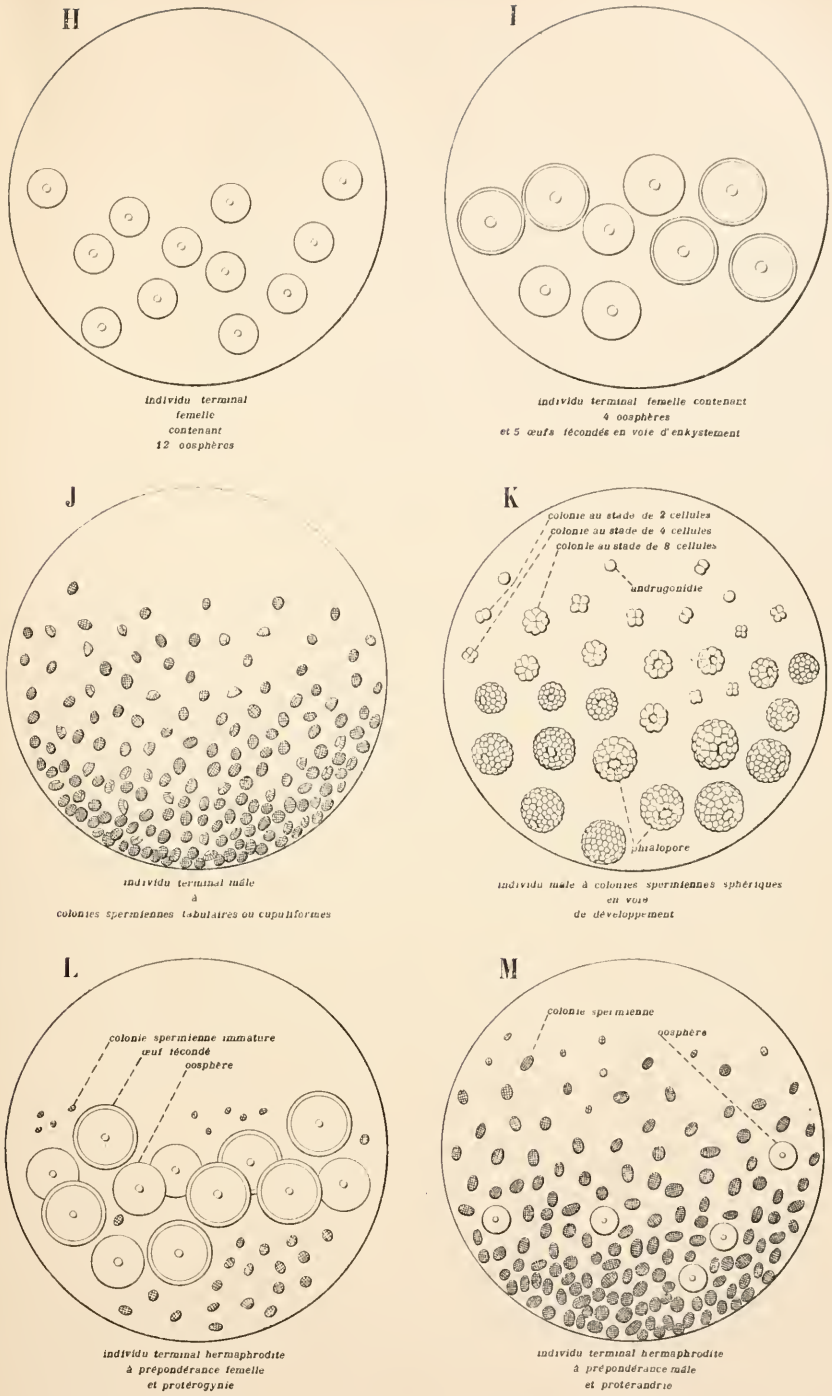

Fig. 15. — Volvox aureus. Schémas d'individus terminaux c'est-à-dire d'individus dont le gonidium ne comprend aucune cladogonidie, mais, uniquement, des gamétogonidies.

H et I. Individus terminaux femelles.

J et K. Individus terminaux mâles.

L et M. Individus terminaux hermaphrodites.

Individus subterminaux sexués

Les individus subterminaux sexués sont les individus chez lesquels un certain nombre seulement des gonidies subissent la différenciation sexuelle, mais chez qui les cladogonidies ne sont plus cladogonidigènes. Ce sont, par conséquent, des individus qui produisent à la fois des gamétogonidies et des cladogonidies, ces dernières étant, toutes, formatrices de bourgeons exclusivement gamétogonidigènes. Ces individus sont subterminaux, parce qu'ils ne produisent que des gamètes et des bourgeons terminaux.

C'est une catégorie qui paraît ne pas se présenter chez le Volvox globator, mais qui se présente fréquemment chez le Volvox aureus.

Dans ces individus subterminaux, les causes déterminantes de la sexualité ne sont arrivées à produire la différenciation sexuelle immédiate que pour un certain nombre de gonidies; mais elles ont imposé, à celles de ces dernières qu'elles laissent encore évoluer comme cladogonidies, une différenciation qui ne leur permet plus de produire d'autres bourgeons que des bourgeons à gonidium sexué, en sorte que les individus issus de ces cladogonidies sont des individus terminaux de ramifications holophytiques.

Les individus subterminaux sexués peuvent être des individus à prépondérance cladogonidienne ou à prépondérance gamétogonidienne.

Dans les deux cas, on peut distinguer diverses catégories d'après la nature du gonidium des cladogonidies, gonidium qui peut être mâle ou femelle ou hermaphrodite, mais non cladogonidien, car s'il en était ainsi, l'individu serait, non pas subterminal, mais intercalaire.

Individus subterminaux mâles

Les individus subterminaux mâles sont les individus qui produisent à la fois :

1° des androgonidies;

2° des cladogonidies, toutes, formatrices de bourgeons gamétogonidigènes.

De tels individus ne se présentent pas chez le Volvox globator, mais se présentent chez le Volvox aureus (fig.14, E, p.117).

Cette catégorie se subdivise :

a) d'après la prépondérance androgonidienne ou cladogonidienne de l'individu ;

b) d'après la nature du gamétogonidium des bourgeons issus de ses cladogonidies.

A priori, ce gamétogonidium semble pouvoir être un gonidium mâle, ou femelle, ou hermaphrodite. Mais, en fait (Klein, 1890, p.41), on ne rencontre jamais d'individus andro-cladogonidiens à cladogonidies formatrices de bourgeons mâles, c'est-à-dire producteurs de colonies de spermatozoïdes.

Individus subterminaux mâles, à prépondérance cladogonidienne, chez le Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, on rencontre fréquemment des individus producteurs de cladogonidies accompagnées d'androgonidies en proportion modérée, généralement de 1 à 40, c'est-à-dire en nombre insuffisant pour donner à l'individu l'aspect dit sphérosirien.

En général, chez les individus producteurs de cladogonidies et d'androgonidies, le début du développement des premières est plus précoce que celui du développement des secondes. Les cladogonidies sont, en effet, au stade de huit ou à celui de seize plastides lorsque les androgonidies commencent à se différencier et ce n'est guère qu'au moment où les cladogonidies sont au stade de trente-deux cellules que les androgonidies sont devenues très nettement visibles (Overton, 1889, p.25). Chez un individu contenant 7 cladogonidies au stade de 64 cellules, il y avait, assez régulièrement réparties, 15 androgonidies aux stades de 1, de 2 ou de 4 cellules (Overton, 1889, p.26).

Parfois les androgonidies sont groupées. Overton (1889, p.26) cite un individu contenant 4 cladogonidies presque parvenues à leur développement complet et 3 androgonidies, complètement développées, qui provenaient de 3 plastides voisins les uns des autres.

Individus subterminaux mâles, à prépondérance androgonidienne, chez le Volvox aureus. — On rencontre, mais très rarement, des individus de Volvox aureus andro-cladogonidiens, à prépondérance androgonidienne et protérandriques, chez qui la propor-

tion des androgonidies est assez grande pour que l'individu prenne l'aspect dit sphérosorien. Ces individus peuvent contenir jusqu'à 8 bourgeons.

Il n'y a pas d'individus andro-cladogonidiens du type endosphérosirien.

Individus subterminaux femelles chez le Volvox aureus

Les individus subterminaux femelles sont les individus qui produisent à la fois :

a) des gynogonidies,

b) des cladogonidies toutes formatrices de bourgeons gamétogonidigènes.

Cette catégorie paraît ne pas exister chez le Volvox globator, mais elle existe chez le Volvox aureus (fig.14, F, p.117).

La proportion des deux sortes de gonidies y est extrêmement variable.

On peut distinguer :

1° les individus subterminaux femelles à prépondérance cladogonidienne, individus qui ne donnent parfois qu'une ou deux oosphères (Klein, 1889, p.176; 1890, p.78, 79, 80.)

2° les individus subterminaux femelles à prépondérance gynogonidienne, individus qui ne donnent parfois qu'une ou deux cladogonidies (Klein, 1889, p.176; 1890, p.79).

Parmi ces individus subterminaux femelles, qu'ils soient à prépondérance cladogonidienne ou à prépondérance gynogonidienne, les cladogonidies donnant des bourgeons variés sous le rapport de leur gonidium. Cela conduit à distinguer :

a) les individus producteurs de bourgeons qui se libèrent avant que la nature de leur gonidium soit reconnaissable.

b) les individus producteurs de bourgeons qui sont tous des mâles endosphérosiriens.

c) les individus producteurs de bourgeons qui sont tous des femelles.

d) les individus producteurs de bourgeons qui sont, les uns, des mâles endosphérosiriens, les autres des femelles.

Dans la catégorie *b*, les bourgeons mâles endosphérosiriens se libèrent possédant leurs colonies spermiennes complètement développées (Klein, 1890, p.40).

Dans la catégorie *c*, les bourgeons femelles se libèrent possédant des oosphères dont le diamètre atteint 30 μ (Klein, 1890, p.40).

Individus subterminaux hermaphrodites

Les individus subterminaux hermaphrodites sont les individus qui produisent des androgonidies, des gynogonidies et des cladogonidies, ces dernières étant formatrices de bourgeons terminaux, c'est-à-dire exclusivement gamétogonidigènes.

Volvox globator. — Chez le Volvox globator, il semble ne pas y avoir d'individus simultanément producteurs de cladogonidies et de gamétogonidies. Il n'y a donc pas d'individu clado-andro-gynogonidien. Klein (1890, p.34) a bien trouvé dans ses notes la mention, tout à fait unique, d'un gros individu contenant de nombreuses oosphères, quelques colonies de spermatozoïdes et un gros bourgeon, mais ses observations ultérieures ne lui ont pas montré à nouveau cette forme qui est, sinon inexistante, du moins douteuse ou très exceptionnelle. Il rappelle son observation seulement parce que Overton a cité cette même forme.

Volvox aureus. — La présence simultanée, chez un même individu, des trois sortes de gonidies, sans être fréquente, se rencontre quelquefois (fig.14, G. p.117).

Overton (1889, p.24) en donne les exemples suivants :

1er exemple : Individu contenant :

8 cladogonidies développées au stade de huit cellules.
1 oosphère mûre pour la fécondation,
Un assez grand nombre de colonies spermiennes.

2e exemple : Individu contenant :

1 bourgeon ayant environ deux cents cellules,
9 œufs fécondés,
13 colonies spermiennes à divers degrés de développement.

3e exemple : Individu contenant :

8 cladogonidies développées au stade de soixante-quatre cellules,
1 œuf venant d'être fécondé,
Des androgonidies encore monoplastidiennes ou divisées en deux.

Klein (1890, p.78) a observé des individus clado-andro-gynogonidiens, à prépondérance cladogonidienne. Contrairement à Kirchner et Overton, il considère cette forme comme exceptionnelle.

Il y a aussi (Klein, 1890, p.79) de rares individus gyno-clado-androgonidiens, à prépondérance gynogonidienne, et de très rares individus andro-gyno-cladogonidiens, à prépondérance androgonidienne. Ce sont de gros individus, à aspect sphérosirien, et ne contenant, parmi de nombreuses colonies spermiennes, qu'un petit nombre d'oosphères ou de bourgeons.

Les individus subterminaux hermaphrodites sont ou protérandriques ou protérogyniques ou, éventuellement, autogames. Ils se comportent probablement, sous ce rapport, d'une façon similaire à ce que nous verrons, plus loin, pour les individus terminaux.

Individus terminaux

Les individus terminaux sont les individus exclusivement producteurs de gamétogonidies.

Ils sont généralement hermaphrodites ou monoïques, chez le Volvox globator (Volvox monoicus, Cohn), et souvent dioïques, chez le Volvox aureus (Volvox dioicus, Cohn).

Individus terminaux mâles

Les individus terminaux mâles sont les individus exclusivement producteurs d'androgonidies.

Volvox globator

Chez le Volvox globator, on ne rencontre pas d'individus exclusivement producteurs d'androgonidies (Klein, 1890, p.34).

Volvox aureus

Le Volvox aureus possède la forme terminale mâle et, cela, en deux types différents, bien distincts, car il n'existe pour ainsi dire aucune forme de passage entre eux.

Ces deux types sont :

a) la forme mâle endosphérosirienne,

b) la forme mâle sphérosirienne, qui est la forme normale.

La première de ces deux formes est caractérisée par sa petitesse et par la précocité du développement de ses androgonidies.

La seconde est caractérisée par sa grande taille et par le déve-

loppement tardif de ses androgonidies. Elle présente deux variétés, à savoir :

b') la forme mâle sphérosirienne à colonies spermiennes tabulaires (fig.15, J, p.119).

b") la forme mâle sphérosirienne à colonies spermiennes sphériques (fig.15, K, p.119).

Les conditions déterminantes de chacune de ces deux formes sont probablement exclusives les unes des autres, car on ne rencontre que très rarement ces formes simultanément dans un même aquain. Klein (1890, p.103) a bien trouvé dans une même mare, en un point, entre des touffes de Glyceria, une petite agglomération de Volvox aureus mâles du type endosphérosirien, tandis qu'en un autre point, entre des Hypnum, il trouvait de nombreux mâles du type sphérosirien normal; mais l'eau, chargée de matières organiques, était, en ces deux points, de nature sensiblement différente.

Individu terminal mâle endosphérosirien

L'individu mâle endosphérosirien est une forme particulière qui a été étudiée, décrite et dénommée par Klein (1890, p.56. Endosphærosira). C'est un mâle qui, avant de quitter l'individu qui l'a produit, développe considérablement ses androgonidies.

Ce développement peut aller jusqu'à la maturité complète des colonies de spermatozoïdes, colonies qui, dans ce cas, sont libérées immédiatement après que le mâle endosphérosirien est sorti de l'individu qui l'a produit. On a ainsi un emboîtement de 3 individus successifs dont le dernier est déjà parvenu à maturité.

Les individus mâles endosphérosiriens sont toujours d'une petitesse remarquable. Ils ont, en général, entre 80 et 150 μ de diamètre. Le nombre de leurs cellules est de beaucoup inférieur au nombre des cellules des individus mâles ordinaires ou mâles sphérosiriens qui, eux, sont toujours beaucoup plus gros.

Dans l'intérieur de l'individu qui les produit, les mâles endosphérosiriens en voie de développement se distinguent, assez précocement, des jeunes femelles, leurs sœurs, de même âge et encore de même taille, par la grosseur notablement plus considérable de leurs plastides. Cela résulte de ce qu'ils ont subi un moins grand nombre de bipartitions.

En outre, on constate que les plastides des individus mâles endosphérosiriens se séparent plus précocement les uns des autres que ceux des individus femelles (Klein, 1890, p.56).

Chez le mâle endosphérosirien, les androgonidies, au lieu d'être localisées sur une calotte n'occupant, comme chez le mâle sphérosirien, que les deux tiers de la sphère, sont répandues uniformément sur presque toute sa surface (Klein, 1890, p.57, fig.32).

Le nombre des androgonidies et par conséquent le nombre des colonies spermiennes de l'individu endosphérosirien est d'environ un cent. C'est un nombre qui est, sinon absolument, du moins relativement très considérable. Ce nombre forme, en effet, le tiers ou la moitié ou, même, une proportion plus grande encore du nombre total des cellules de l'individu (Klein, 1890, p.57).

La raison pour laquelle le mâle endosphérosirien possède un nombre relativement grand d'androgonidies et un très petit nombre de cellules somatiques, est que ce mâle n'a guère à pourvoir, par ses propres moyens, à l'alimentation de ses gonidies. Il n'a qu'à transmettre à ces dernières la nourriture qui lui est fournie par l'individu qui le produit et qui le loge.

Les colonies spermiennes des mâles endosphérosiriens, sont tabulaires. Elles comportent, en général, 5 bipartitions, ce qui conduit à 32 spermatozoïdes.

La forme endosphérosirienne est toujours terminale et purement mâle, ses androgonidies n'étant jamais accompagnées de gynogonidies ou de cladogonidies.

Individu terminal mâle sphérosirien

On peut, avec Klein, appeler mâle sphérosirien du Volvox aureus (fig.15 J, p.119) la forme qu'Ehrenberg, qui y voyait une espèce distincte, a dénommée Sphærosira volvox. Cette forme doit son faciès tout particulier à la petitesse et au très grand nombre de ses colonies, généralement tabulaires, de spermatozoïdes.

Stein a montré que cette forme est l'individu mâle du Volvox aureus. Overton (1889, p.25) dit que, sur un millier d'individus qu'il a examinés à partir de la fin de juin, il n'a pu parvenir à observer un seul exemplaire de ces mâles. Il en conclut que la forme mâle, exclusivement productrice de colonies de spermatozoïdes, ne se présente peut-être que pendant une période très courte.

Le type sphérosirien peut être défini comme étant une forme mâle teminale, d'assez forte dimension, dont les androgonidies ne commencent à se développer que tardivement.

Tandis que chez le mâle endosphérosirien les colonies de sper-

matozoïdes sont souvent presque complètement, ou même complètement matures au moment de la libération de l'individu, chez le mâle sphérosirien, au contraire, les androgonidies sont généralement si peu développées, au moment de cette libération, qu'elles se distinguent à peine des cellules somatiques.

On rencontre cependant, exceptionnellement, de gros individus qui, au moment où ils ont formé leur nombre définitif de cellules, montrent des androgonidies déjà bien caractérisées par leur grosseur, mais non encore divisées ou n'ayant encore subi qu'une ou deux bipartitions.

Chez le type mâle sphérosirien le nombre des colonies spermiennes varie entre 100 et 1100. Il est, le plus souvent, compris entre 300 et 500. Leur nombre relatif peut atteindre, au maximum, le tiers du nombre total des cellules de l'individu ; mais, en général, il est notablement moindre.

La calotte polaire sensitive, dépourvue de colonies spermiennes, se réduit, lorsque ces dernières sont nombreuses, au quart de la sphère.

A cause de leur très grand nombre, les colonies spermiennes en voie de développement peuvent être serrées les unes contre les autres au point qu'un certain nombre d'entre elles ne peuvent pas demeurer placées parallèlement à la surface de la sphère, mais sont refoulées dans une position oblique (Klein, 1889, p.178; 1890, p.56 et 57).

Forme tabulaire ou sphérique des colonies spermiennes. — Les individus mâles sphérosiriens présentent deux types (fig.15, J et K, p.119) qui peuvent se rencontrer simultanément dans un même aquain et présenter, entre eux, des formes de passage. Ce sont les mâles sphérosiriens à colonies spermiennes tabulaires et ceux à colonies spermiennes sphériques. Les mâles à colonies sphériques sont beaucoup plus rares que les autres. Ils ont été observés en novembre par Klein (1890, p.56 et p.79).

La forme sphérique des mérides coloniaux spermiens est intéressante en ce qu'elle contribue à montrer que :

1° le bourgeon résultant du développement de la cladogonidie,

2° l'embryon parthénogénétique résultant du développement de la gynogonidie,

3° l'embryon zygotaire résultant du développement de l'oogonidie,

4° la colonie spermienne résulant du développement de l'androgonidie

sont des mérides qui, malgré la différence de la voie ontogénétique dans laquelle ils évoluent, passent exactement par les mêmes stades cytula, placula et phialea et sont au point de vue morphologique, tout à fait comparables entre eux.

Individus terminaux femelles

Les individus terminaux femelles sont les individus exclusivement producteurs de gynogonidies dont chacune donne un seul gynogamète ou oosphère.

Volvox globator. — Chez le Volvox globator cette forme n'a été rencontrée par Klein (1890, p.34; 1889², p.44) qu'une seule année et dans un seul aquain, mais en grande abondance. Des individus sexués et non sexués de Volvox globator ayant été introduits, au commencement de l'été, dans les bassins de l'Institut zoologique de Fribourg-en-Brisgau, la multiplication ne se fit que sous forme d'individus producteurs de cladogonidies, jusqu'au commencement de novembre, époque ou apparurent des individus purement femelles, contenant, en général, une vingtaine de gynogonidies. Cette forme ne tarda pas à dépasser considérablement en nombre les individus non sexués et il en fut ainsi jusqu'au milieu de décembre. Malgré l'examen de plusieurs centaines d'individus, il fut impossible de trouver aucune colonie de spermatozoïdes. L'absence réelle de ces derniers fut, d'ailleurs, bientôt prouvée par ce fait que tous les individus périrent avec leurs oosphères non fécondées.

La forme terminale femelle paraît donc être, chez le Volvox globator, une forme très exceptionnelle dont l'apparition ne peut être déterminée que par des circonstances tout à fait spéciales.

Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, contrairement à ce qui se passe chez le Volvox globator, les individus terminaux femelles constituent une catégorie normale, assez fréquente. (fig.15, H et I, p.119).

Individus terminaux hermaphrodites

Les individus terminaux hermaphrodites sont les individus, non cladogonidigènes, qui donnent à la fois des gynogonidies et des androgonidies.

Chez le Volvox globator, les individus terminaux sont presque tous hermaphrodites.

Chez le Volvox aureus on en rencontre, mais assez rarement.

Ils peuvent être des hermaphrodites à prépondérance mâle ou des hermaphrodites à prépondérance femelle et il y a lieu d'examiner s'ils sont protérandriques ou protérogyniques ou éventuellement autogames.

Individus terminaux hermaphrodites protérandriques

Volvox globalor. — Chez le Volvox globator, les individus terminaux sont presque tous hermaphrodites et protérandriques.

Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, les individus terminaux hermaphrodites à prépondérance mâle ont le faciès sphérosirien et sont protérandriques (fig.15, M, p.119).

Individus terminaux hermaphrodites protérogyniques

Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, on rencontre parfois des individus terminaux hermaphrodites à prépondérance femelle (fig. 15, L, p.119). Les colonies spermiennes y donnent 16 et plus souvent 32 spermatozoïdes.

Presque toujours ces individus sont protérogyniques (Kirchner, 1879, p.96; Klein, 1889, p.176; Overton, 1889, p.25).

Individus terminaux hermaphrodites éventuellement autogames

Si la protérandrie du Volvox globator, la protérandrie et la protérogynie du Volvox aureus sont les cas normaux, ils ne sont pas absolument constants et l'on a observé des exemples où la maturation simultanée des gyno- et des androgamètes rend l'autogamie possible.

Volvox globalor. — Chez le Volvox globator on voit, parfois, les colonies spermiennes se dissocier dans l'intérieur même de l'individu hermaphrodite. Dans ce cas, si les oosphères sont matures, l'autogamie est possible et, d'après Overton, réellement observée.

NOMBRE DES GONIDIES COMPOSANT LE GONIDIUM D'UN INDIVIDU

Volvox globator

Nombre de cladogonidies chez l'individu asexué du Volvox globator

Chez le Volvox globator, le nombre des bourgeons de l'individu asexué est presque toujours de 8. Il est rare (Klein, 1890 p.38) qu'il y en ait moins ou plus. Le maximum observé a été de 14.

Il est assez fréquent, chez le Volvox globator, que des cladogonidies avortent et ne se développent pas en bourgeons. Cela peut même arriver parfois pour toutes les cladogonidies d'un individu qui se trouve ainsi dépourvu de tout gonidium développé.

Tandis que les individus asexués ne donnent, normalement, que huit bourgeons, les individus femelles donnent un nombre notablement plus grand d'oosphères. En réalité (Klein, 1890, p.46), cette différence résulte de ce que le méride asexué ne développe qu'un certain nombre de ses jeunes cladogonidies. En effet, si l'on examine attentivement les individus porteurs de jeunes bourgeons, on y voit généralement de 10 à 30 plastides d'une grosseur double de celle des plastides somatiques normaux et tout à fait semblables aux jeunes cladogonidies venant de se différencier. Un petit nombre d'entre elles ont même déjà subi une ou deux bipartitions et sont au stade de 2 ou à celui de 4 plastides. Klein, probablement avec raison, attribue à ces plastides différenciés la valeur de cladogonidies qui ne se seraient pas ou se seraient peu développées. Si cette interprétation est exacte, le nombre des cladogonidies s'éléverait à un total compris entre 20 et 40, c'est-à-dire sensiblement égal au nombre des œufs produits par l'individu sexué. Cela semble indiquer que les gynogonidies sont des cladogonidies que les circonstances ont amenées dans la voie de la différenciation gynogamétaire.

Nombre d'androgonidies et de gynogonidies chez l'individu terminal hermaphrodite du Volvox globator

Chez le Volvox globator, les individus sexués sont généralement, tous, terminaux, hermaphrodites et protérandriques.

Il y a au moins une douzaine, généralement une trentaine, par-

fois une quarantaine (d'après Overton, 1889, p.35) de gynogonidies, mais seulement quatre ou cinq androgonidies.

Klein (1890, p.34, etc.) trouve que le nombre des oosphères est généralement compris entre 20 et 64 et qu'il est souvent d'environ 30. Le nombre des colonies de spermatozoïdes qui peut descendre à 1 ou 2, qui est ordinairement de 3, de 4 ou de 5, ne s'élève que rarement au-dessus de ce nombre, le maximum, très exceptionnel puisqu'il n'a été observé qu'une seule fois, en novembre, étant de 15.

Les deux sortes de gonidies sont irrégulièrement réparties les unes parmi les autres. Elles occupent, autour du pôle phialoporique, environ les 2/3 de la surface de la sphère.

Volvox aureus

Nombre de cladogonidies chez l'individu asexué du Volvox aureus

Le nombre des cladogonidies est très variable chez le Volvox aureus. Ce nombre ne dépasse jamais 16. Il est souvent de 3 à 12, et, plus souvent encore, de 4 à 8, le nombre normal paraissant être de 8, c'est-à-dire, probablement, de 2 par quadrant.

Il est très rare que les cladogonidies avortent toutes et que l'individu soit ainsi dépourvu de tout bourgeon. L'avortement des cladogonidies est, d'ailleurs, beaucoup moins fréquent chez le Volvox aureus que chez le Volvox globator. Il est aussi très rare qu'il n'y ait qu'un seul bourgeon.

Exceptionnellement, dans des conditions extrêmement favorables à la multiplication asexuée, une peuplade peut montrer, chez la majorité de ses individus, une production exubérante de cladogonidies.

Nombre d'androgonidies chez le Volvox aureus

Individu clado-androgonidien. — Chez le Volvox aureus, les individus producteurs de cladogonidies produisent souvent de 1 à 30 androgonidies.

Individu mâle du type sphérosirien. — Le nombre relatif des androgonidies ou des colonies de spermatozoïdes qui en proviennent, chez l'individu terminal mâle, du type sphérosirien du Volvox aureus, peut atteindre un tiers du nombre total des plastides constitutifs de l'individu, c'est-à-dire la moitié du nombre des plastides somatiques.

Le nombre absolu est, de même que la grosseur de l'individu, extrêmement variable. Il est presque toujours supérieur à cent. Il est souvent de plusieurs centaines et peut atteindre, exceptionnellement, un millier (Klein, 1889, p.178).

Individu mâle du type endosphérosirien. — Chez le mâle du type endosphérosirien, le nombre des androgonidies est généralement d'une centaine. Ce nombre est relativement très élevé, car il peut être égal, ou même supérieur, au nombre des plastides somatiques.

Nombre de gynogonidies chez le Volvox aureus

Le nombre des oosphères formées par un individu est notablement moins élevé chez le Volvox aureus que chez le Volvox globator. Il peut varier de 1 à 12 et, peut être, à 16, comme les cladogonidies. Il est généralement compris entre 3 et 10 et plus souvent entre 5 et 8. Il sera, par exemple, de 3 à 5 chez les petits individus et de 4 à 8 chez les gros. Le nombre minimum de 1 s'observe lorsque l'oosphère accompagne des bourgeons issus de cladogonidies. Overton (1889, p.30) dit que le nombre des oosphères, quelquefois inférieur à 6, varie généralement de 6 à 10, les nombres supérieurs à 10 étant très rares.

PHYSIOLOGIE

Mouvements de l'individu

Sous l'action de l'ensemble de ses flagellums, l'individu prend un mouvement de rotation et un mouvement de translation.

Sauf à la fin de son existence, au moment où les bourgeons qu'il a produits se libèrent, l'individu ne cesse de se mouvoir.

Le mouvement de translation est en rapport avec la recherche des points où l'éclairage est le plus favorable à l'alimentation chlorophyllienne et il permet à l'individu de quitter les milieux qui commencent à devenir nuisibles. Il réalise là dissémination et contribue au croisement des gamètes.

Mouvements de rotation

Volvox globator. — Wills (1880, in Klein 1889, p.166) pour établir une orientation permettant de préciser les sens de rotation, appelle pôle sud le pôle qui est dirigé en avant (pôle sensitif ou dorsal) et pôle nord celui qui est dirigé en arrière (pôle phialoporique ou trophique ou ventral) dans le mouvement de progression.

La rotation a lieu autour de l'axe des pôles, et, avec l'orientation adoptée par Wills, elle s'effectue dans le sens de la rotation terrestre, c'est-à-dire que, vu par son pôle sud, l'individu tourne dans le sens des aiguilles d'une montre tandis que, vu, par son pôle nord, il tourne en sens inverse. Exceptionnellement et pendant quelques secondes seulement, la rotation peut avoir lieu en sens inverse.

D'après Klein (1889, p.168), la rotation s'effectue le plus souvent dans le sens indiqué par Wills, mais elle a lieu fréquemment et pendant un temps relativement assez long en sens inverse Généralement, plusieurs inversions se succèdent en un court laps de temps, sans qu'elles soient séparées par un instant d'arrêt. Malgré ces inversions, l'individu continue à nager d'une façon calme et régulière.

Volvox aureus. — Chez le Volvox aureus, l'axe de rotation coïncide encore avec l'axe du corps, comme on le voit bien sur les individus de forme ellipsoïdale.

Il n'y a pas de sens de rotation prédominant. Souvent, les inversions sont si rapprochées qu'il en résulte une sorte de balancement.

Il y a parfois rotation sur place. Dans ce cas, surtout chez les individus âgés, la position d'équilibre est telle que l'axe des pôles se place verticalement, le pôle phialoporique en bas. Cela résulte de ce que l'hémisphère phialoporique est plus alourdi que l'autre par les gonidies (Klein, 1889, p.168).

Mouvements de translation

Le mouvement de translation de l'individu s'effectue dans la direction de l'axe, le pôle sensitif en avant.

La vitesse de translation d'un Volvox se dirigeant vers la lumière diffuse est, en moyenne, d'environ un millimètre à la seconde.

La translation en arrière, c'est-à-dire le pôle phialoporique

en avant, a été observée chez le Volvox aureus. Elle est assez rare, et, en tous cas, ne dure pas.

Dans la translation, l'axe de rotation est un peu relevé en avant, et, par conséquent, un peu incliné par rapport à la trajectoire, aussi bien chez les individus allourdis dans leur hémisphère postérieur par des embryons ou des œufs que chez les jeunes à cladogonidies non encore divisées (Klein, 1889, p.169).

Coordination des mouvements des flagellums

La régularité des mouvements des flagellums, la régularité conséquente de la translation et de la rotation, la netteté des changements de sens de rotation, semblent indiquer qu'il y a une certaine coordination de la contraction protoplasmique productrice de ces mouvements. Il est difficile de dire comment s'effectue cette coordination. Deux hypothèses peuvent être faites.

Dans la première, les flagellums synchroniseraient leurs mouvements simplement sous l'action du liquide mis en mouvement par les flagellums de la région antérieure sensitive. Ce serait une coordination purement mécanique, se transmettant, de proche en proche, sur toute la surface de la sphère.

Dans la deuxième hypothèse, il y aurait une transmission d'influx, de plastide à plastide, par la voie d'une mince strate ectoplasmique entourant l'endoplasme des plasmonèmes.

Le fait que les flagellums d'un individu s'arrêtent, tous, au moment ou les jeunes bourgeons se libèrent, plaide en faveur d'une coordination par la voie des liaisons protoplasmiques interplastidiennes, car s'il n'en était pas ainsi, les plastides situés loin des déchirures de libération n'auraient aucun motif de cesser ainsi, tout d'un coup, leurs mouvements.

Phototactisme

L'hypothèse, vraisemblablement exacte, que le stigma est un organe récepteur des impressions lumineuses a été formulée par Ehrenberg.

Le fait que, chez le Volvox aureus, les stigmas ne sont développés que sur l'hémisphère antérieur, dirigé en avant lorsque l'individu nage vers la lumière diffuse, vient à l'appui de cette manière de voir.

Overton (1889, p.11) fait remarquer qu'il y a des stigmas chez les zoospores vertes de toutes les formes phototactiques (Ulo-

thrix, etc.), tandis qu'ils paraissent manquer chez les oospores de celles des formes qui se montrent à peu près indifférentes aux actions lumineuses (Vaucheria).

Action de la lumière diffuse

Le Volvox se montre très nettement attiré vers le côté d'arrivée de la lumière diffuse, comme cela a lieu pour les zoospores des Algues. Si l'on fait tourner de 180 degrés un verre de montre contenant un certain nombre de Volvox groupés sous l'action de la lumière diffuse, on les voit partir, tous, immédiatement, sous forme d'un petit nuage qui marche, en ligne droite et d'un mouvement assez uniforme, vers le côté éclairé.

Chez le Volvox aureus, les individus qui contiennent des oosphères mures, de couleur orangée, fuient au contraire la lumière (Henneguy, 1876); en sorte que s'il y a, dans un même récipient, des individus entièrement verts et des individus pourvus d'oosphères orangées, les premiers se portent, seuls, du côté de la source lumineuse, tandis que les autres se portent du côté opposé. Si l'on fait faire un demi-tour au récipient, les individus changent de place, dans un temps assez court, les porteurs d'oosphères orangées plus rapidement que les individus verts.

Chez le Volvox tertius (Arthur Meyer, 1896, p.191) les individus placés dans un verre de montre, en lumière diffuse, à quelques mètres d'une fenêtre, se portent rapidement vers le bord opposé à la source lumineuse. C'est l'inverse de ce qui a lieu chez le Volvox globator et chez le Volvox aureus et cela semble bien indiquer que le Volvox tertius est réellement différent du Volvox aureus.

Action de la lumière solaire directe

Si, dans un vase cylindrique, contre la paroi duquel les Volvox se sont rassemblés, attirés par la lumière diffuse, on fait arriver la lumière solaire directe, le plus grand nombre tombent immédiatement au fond, tandis que d'autres vont sur la paroi opposée, circulent quelque temps à sa surface et ne tardent pas à tomber à leur tour (Overton 1889, p.6).

Alimentation

La nutrition du Volvox s'effectue par le mode phytique. Elle utilise l'acide carbonique, l'oxygène, les substances azotées et

les matières minérales qui se trouvent en dissolution dans l'eau.

Ces aliments traversent la cuticule et la partie de l'enveloppe qui sépare le plastide d'avec le milieu ambiant et, par osmose, l'ectoplasme les fait pénétrer dans l'organisme sous forme dissoute.

C'est dans le chromoplaste, qui s'étale immédiatement sous l'ectoplasme et recouvre l'endoplasme, que s'effectuent les processus de la fonction nutritive chlorophyllienne et c'est dans l'endoplasme que s'effectue l'utilisation de l'oxygène, des substances azotées et des matières minérales.

Nourrissement des gonidies par la voie des plasmonèmes

Tous les plastides somatiques sont réunis directement avec leurs voisins immédiats, et, par conséquent, indirectement avec l'ensemble de tous les autres plastides somatiques, par les plasmonèmes.

Les gonidies des trois sortes sont, elles aussi, réunies directement, par des plasmonèmes, aux plastides somatiques qui les entourent; mais ces plasmonèmes sont plus nombreux.

Tous les plastides somatiques sont pourvus d'un chlorophylloplaste et la rotation incessante de l'individu met ces chlorophylloplastes, au moins ceux d'une large zone équatoriale, dans des conditions à peu près identiques sous le rapport de la quantité de lumière reçue.

De plus, la disposition des plastides en une seule strate sphérique les met tous dans des conditions à peu près identiques en ce qui concerne les rapports d'échanges osmotiques avec le milieu ambiant.

Les gonidies et leurs produits, à savoir : l'oosphère, le bourgeon et la colonie spermienne possèdent, eux aussi, des chromoplastes chlorophylliens. Ils ont donc, dans une certaine mesure, la faculté de se nourrir eux-mêmes par le mode d'alimentation phytique, mais, en réalité, ils reçoivent du soma la presque totalité de la nourriture qu'ils consomment.

Chaque plastide somatique est apte non seulement à pourvoir à sa propre alimentation, mais, de plus, à produire un excédent de substances nutritives élaborées, et, par la voie des plasmonèmes, à mettre, par cession ou emprunt, sa teneur en matières alimentaires en équilibre avec celle de ses voisins. Chaque plastide somatique est ainsi, à la fois, fournisseur, récepteur et conducteur de courants trophiques.

Les choses se passent de la façon suivante. La grande consommation de substances alimentaires faite par chaque gonidie ou par son produit épuise rapidement la provision emmagasinée dans la couronne périgonidiale de plastides somatiques. Il en résulte, dans ces derniers, une rupture d'équilibre qui détermine des courants osmotiques très actifs de liquides nutritifs qui, passant de plastide somatique à plastide somatique, convergent vers les gonidies ou leurs produits.

Dans le cas du bourgeon, le courant nutritif arrive à la couronne des plastides somatiques périgonidiaux, passe par les trophonèmes gonidiaux à la couronne périphialoporique du bourgeon, couronne qui se montre ainsi avoir un caractère spécialement trophique et, de là, se distribue à tous les plastides du bourgeon. Ces plastides, en voie de bipartition et de croissance, ne se séparent pas complètement et conservent entre eux les liaisons protoplasmiques qui conduisent le courant trophique et deviennent les plasmonèmes de l'individu adulte.

Cohn (1875, p.100) a observé qu'à partir du moment où les gonidies commencent à se développer considérablement, les plastides somatiques ne s'accroissent plus et n'emmagasinent plus aucune réserve.

Drude (1882) a constaté ce même fait, en particulier pour les œufs et pour les colonies spermiennes.

Lorsque les cladogonidies d'un individu asexué avortent précocement, l'individu devient remarquablement gros et ses plastides atteignent un diamètre double du diamètre normal (Klein, 1890, p.42). L'avortement résulte sans doute de ce que les courants nourriciers qui, normalement, convergent vers les cladogonidies ,ne s'établissent pas et que les plastides somatiques ont ainsi à utiliser la totalité des substances alimentaires qu'ils produisent.

Les substances nutritives transmises par les plasmonèmes sont uniquement des substances dissoutes. Arthur Meyer (1896, p.205) qui a étudié cette question ne croit pas qu'il puisse y avoir transport de particules insolubles dans l'eau ou dans le cytoplasme. Il pense qu'il ne peut pas y avoir des grains d'amidon dans les plasmonèmes vivants et que, si l'on en rencontre après la mort, leur présence est purement accidentelle et résulte, par exemple, du gonflement des plastides.

Epuisement des plastides somatiques

A partir de l'instant où le développement des bourgeons et des colonies spermiennes et la maturation des oosphères entraîne une grande consommation de substances alimentaires, les plastides somatiques cessent de s'accroître. Bientôt, ils s'appauvrissent, non seulement par la soustraction de toutes leurs réserves, mais par l'épuisement de leur protoplasme et l'usure de leur chlorophylloplaste.

L'appauvrisssement du soma se traduit, au point de vue cytologique, par ce fait que les plastides somatiques des bourgeons qui se libèrent sont généralement plus volumineux que ne le sont, au même moment, les plastides somatiques épuisés de l'individu formateur.

Au point de vue physiologique, cet épuisement se traduit par une moindre résistance aux conditions défavorables. Lorsque l'eau où vit une population volvocéenne commence à contenir une trop forte proportion de matières (surtout animales) en décomposition, les individus porteurs de bourgeons très développés et, par conséquent, en état d'épuisement avancé présentent beaucoup moins de résistance à la mort que les individus porteurs de bourgeons encore peu développés, individus qui survivent un certain temps même dans une eau assez fortement altérée (Klein, 1889, p.182).

Mort des individus

Individus asexués. — Le sort final des individus asexués dépend, dans une certaine mesure, du nombre et de la grosseur de leurs bourgeons. Si ces bourgeons sont gros et nombreux, ils produisent de grandes déchirures pour se frayer un passage et l'individu, mis pour ainsi dire en pièces, meurt aussitôt après sa délivrance.

Si, au contraire, les bourgeons sont peu nombreux et, surtout, s'ils sont petits, l'individu producteur n'est pas aussi fortement déchiré et il continue à nager pendant un certain temps.

Individus mâles. — Les colonies spermiennes peuvent, quelquefois, se dissocier en spermatozoïdes avant d'avoir quitté l'individu qui les a formées; mais, le plus souvent, elles ne se dissocient qu'après leur libération. En tous cas, leur sortie ne produit jamais de déchirures comparables à celles produites par les bourgeons.

Malgré cela, l'individu ne survit jamais bien longtemps à la libération de ses colonies spermiennes.

Individus femelles. — Quelquefois, les individus terminaux femelles meurent avant l'achèvement de l'enveloppe kystique de l'œuf. Cela n'empêche pas cette enveloppe d'acquérir sa constitution normale.

D'autres fois, les individus femelles se meuvent encore vigoureusement au moment où les œufs sont déjà devenus bien rouges; mais Klein (1889, p.181) a constaté qu'ils ne survivent jamais plus de deux jours à l'apparition de cette coloration caractéristique de l'achèvement de la formation de l'œuf.

Rapports du soma et du gonidium

Comme nous l'avons vu, les plastides constitutifs du méride normal sont de deux sortes qui se différencient très précocement.

Les plastides qui se différencient les premiers le font, surtout, en conservant intact tout ou partie de leur protoplasme spécifique. Cela en fait des plastides éventuellement impérissables. L'ensemble de ces plastides constitue le gonidium du méride.

Les plastides qui se différencient ensuite sont ceux qui entrent dans la voie d'une adaptation fonctionnelle, adaptation qui s'étendra peu à peu à la totalité du protoplasme du plastide et le conduira, inéluctablement, à un épuisement complet et à la mort.

L'ensemble de ces plastides constitue le soma.

Chez le Volvox, comme d'ailleurs chez tous les Êtres vivants, on ne voit pas que le soma joue d'autre rôle que celui de pourvoir aux besoins du gonidium.

La fonction du soma consiste, en effet, à loger le gonidium, à lui fournir une protection plus ou moins efficace contre les dangers du dehors, à le nourrir, à l'amener à sa constitution qualitative et quantitative définitive et, enfin, à le transporter en des points favorables à son évolution ultérieure.

Les moyens d'action que possède le soma lui permettent de remplir ces tâches, mais ne lui permettent jamais de survivre longuement à leur accomplissement. Cela se montre bien nettement chez le Volvox, car, aussitôt que le méride-individu a terminé son ontogénèse, le soma commence à s'user, surtout par

suite de sa fonction nourricière. Lorsque les bourgeons issus des cladogonidies et les colonies de spermatozoïdes sont parvenus au terme de leur développement, lorsque les œufs ont acquis leur volume définitif le soma qui les a servis est complètement épuisé et ne tarde pas à mourir.

BIBLIOGRAPHIE

Liste des Fascicules précédemment parus

---

1. (1893[1]). *Sur la production des Sons chez les Fourmis et sur les Organes qui les produisent;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 62, p. 159, 1893; 10 p.

2. (1893[2]). *Appareil pour l'Elevage et l'Observation des Fourmis;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 62, p. 467, 1893; 16 p., 3 fig.

3. (1893[3]). *Nids artificiels en plâtre, Fondation d'une colonie par une femelle isolée;* Bull. Soc. Zool. de Fr., T. 18, p. 168, 1893; 4 p.

4. (1894[1]). *Pelodera des glandes pharyngiennes de la Formica rufa;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 7, p. 45, 1894; 18 p., 11 fig.

5. (1894[2]). *Sur la Morphologie du squelette des segments post-thoraciques chez les Myrmicides (Myrmica rubra femelle);* Mém. Soc. Acad. de l'Oise, T. 15, p. 591, 1894; 21 p. 5 fig.

6. (1894[3]). *Sur l'Appareil de stridulation de Myrmica rubra;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 63, p. 109, 1894; 9 p., 2 fig.

7. (1894[5]). *Sur l'Anatomie du pétiole de Myrmica rubra;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 7, p. 185, 1894; 18 p., 6 fig.

8. (1894[7]). *Sur l'Organe de nettoyage tibio-tarsien de Myrmica rubra;* Ann. Soc. Ent. de Fr., T. 63, p. 691, 1895; 14 p., 7 fig.

9. (1894[8]). *Sur Vespa crabro; Histoire d'un nid depuis son origine;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 8, p. 1, 1895; 140 p., 41 fig.

10. (1895[1]). *Sur Vespa media, V. silvestris et V. saxonica;* Mém. Soc. Acad. de l'Oise, T. 16, p. 28, 1895; 31 p., 9 fig.

11. (1895[3]). *Sur Vespa germanica et V. vulgaris;* 1895; 26 p., 5 fig.

12. (1895[6]). *Structure des Membranes articulaires, des Tendons et des Muscles (Myrmica, Camponotus, Vespa, Apis);* 1895; 26 p., 11 fig.

13. (1897[3]). *Sur le Lasius mixtus, l'Antennophorus uhlmanni, etc.;* 1897; 62 p., 16 fig.

14. (1897[4]). *Rapports des Animaux myrmécophiles avec les Fourmis;* 1897; 99 p.

15. (1897[7]). *Appareils pour l'Observation des Fourmis et des Animaux myrmécophiles;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 10, p. 302, 1897; 22 p., 3 fig., 1 pl.

16. (1897[8]). *Limites morphologiques des Anneaux post-céphaliques et Musculature des Anneaux post-thoraciques chez la Myrmica rubra;* 1897; 36 p., 10 fig.

17. (1898[1]). *Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra; Observations diverses sur les Fourmis;* 1898; 30 p., 9 fig.

18. (1898[4]). *Aiguillon de la Myrmica rubra. Appareil de fermeture de la glande à venin;* 1898; 27 p., 5 fig., 3 pl.

19. (1898[10]). *Anatomie du corselet de la Myrmica rubra reine;* Mém. Soc. Zool. de Fr., T. 11, p. 393, 1898; 58 p., 25 fig., 1 pl.

20. (1899[6]). *Sur les Nerfs céphaliques, les Corpora allata et le Tentorium de la Fourmi (Myrmica rubra L.);* Mém. Soc. Zool. de Fr., T 12, p. 295, 1899; 40 p., 3 fig., 4 pl.

21. (1899[7]). *Essai sur la Constitution morphologique de la tête de l'Insecte;* 1899; 74 p., 2 fig., 7 pl.

22. (1902[2]). *Anatomie du Gaster de la Myrmica rubra;* 1902; 68 p., 19 fig., 8 pl.

23. (1903[1]). *Observations sur les Guêpes;* 1903; 85 p., 30 fig.

24. (1904[2]). *Observations sur les Fourmis;* 1904; 68 p., 11 fig., 7 pl.

25. (1905[1]) *Anatomie de la Tête du Lasius niger;* 1905; 32 p., 2 fig., 4 pl.

26. (1907[4]). *Anatomie du Corselet et Histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la Fourmi (Lasius niger);* 1907; 149 p., 41 fig., 13 pl.

27. (1909[1]). *Sur la Morphologie de l'Insecte;* 1909; 75 p., 3 fig.

28. (1909[3]). *Sur l'Ontogénèse de l'Insecte,* 1909; 129 p.

29. (1911[2]). *Constitution morphologique de la bouche de l'Insecte:* 1911; 35 p., 2 fig., 2 pl.

30. (1912[1]). *Le Sporophyte et le Gamétophyte du Végétal; le Soma et le Germen de l'Insecte;* 1912; 66 p., 7 fig.

Liste des auteurs cités

1719. Leeuwenhoeck A. V., *Epistolae ad soc. regiam anglicam seu continuatio mir.* Arcanorum Naturae Opera omnia, T. 3.

1831. Ehrenberg C. G., *Organisation, Systematik u. geogr. Verbreit. d. Infusionsthierchen.* 3 Thle. u. Zusatze. Berlin, 1830-36, gr. 4.

1838. Ehrenberg C. G., *Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen.*

1853. Williamson W. C., *Further elucidations of the structure of Volvox globator.* Transact. Quart. journ. micr., New ser. T. 1, p. 45-46, pl. 6.

1854. Stein Fr., *Die Infusionsthiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht.*

1858. Carter H. J., *On Fecondation in the two Volvoces and their specific. differences.* Ann mag. nat. hist., S. 3, T. 3, p. 1, pl. 1.

1875. Cohn F., *Die Entwickelungsgesechichte der Gattung Volvox.* Festschrift zu Göppert's fünfzigjährigem Doctorjubiläum.

1876. Henneguy L. Félix, *Sur la reproduction du Volvox dioïque.* C. R. Acad. Sc., Paris, T. 83, p. 287.

1878. Stein Fr., *Der Organimus der Infusionsthiere; III. Der Organimus der Flagellaten oder Geisselinfusorien.*

1879. Kirchner O., *Zur Entwicklungsgesechichte von Volvox minor, Stein.* Beiträge zur Biologie des Pflanzen, herausgeben von F. Cohn, T. 3, H. 1, p. 95, pl. 6.

1880. Wills, *On the structure and life history of Volvox globator.* Midland Naturalist III, sept.-oct. 1880.

1882. Drude, *Bau und Entwickelung der Kugelalge Volvox.* Sitzungsber. und Abhandl. der naturw. Ges. Isis in Dresden, 1882, p. 60.

1882. Levick, *Volvox globator. Is it a hollow sphere?* Transact Birmingh. Nat. Hist. Soc.

1883-87. Butschli O., *Bronn's Classen und Ordnungen T. 1 : Protozoa; II. Abtheilung : Mastigophora.*

1886. Klebs G., *Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten.* Tübinger Untersuchingen, T. 2.

1889. Klein Ludwig, *Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox, I, Theil.*

1889² Klein Ludwig, *Neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung Volvox, II, Theil.*

1889. Overton E., *Beitrag zur Kenntins der Gattung Volvox.* Botanisches Centralblatt, Bd. 39.

1890. Klein Ludwig, *Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox, III, Theil.*

1896. Meyer Arthur, *Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus und tertius mit Rücsicht auf die Thierischen Zellen.*

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Utilité de la connaissance du Volvox dans l'étude de la phylogénèse animale 3
Ethologie 4
Habitat 4
— Présence d'une seule ou présence simultanée des deux espèces Volvox aureus et Volvox globator 4
Sensibilité aux conditions du milieu 5
— Variabilité de la densité des populations 5
Ennemis 6
Technique 6
Récolte 6
Conservation des individus vivants 7
Examen des individus vivants 7
Préparations fixées 8
Phylogénèse 8
Origine des Métabiontes 8
Origine des Métazoaires 9
Origine des Métaphytes 10
Origine du Volvox 11
Systématique 13
Positions systématique du genre 13
Espèces 13
Variabilité des individus 14
Stabilité phylogénétique du genre 14
Morphologie 15
Mérides 15
— Méride diffus du Protozoaire et du Protophyte 15
— Méride colonial à plastides dépourvus de liaisons protoplasmiques 15
— Méride colonial à plastides momentanément réunis entre eux par des liaisons protoplasmiques 15
— Méride du Métazoaire et du Métaphyte 16
— — Méride constituant un individu simple 16
— — Mérides constitutifs d'un individu composé 16
— — Définition de l'individu simple et de l'individu composé 16
Valeur morphologique du groupement plastidien sphérique qui constitue l'individu chez le Volvox 17
— Forme de l'individu 17
— Dimensions de l'individu 18
Orientation morphologique de l'individu 19
— Aire phialoporique des individus femelles chez le Volvox aureus 20
— Importance morphologique du phialopore 20

Pages

Différenciation des plastides du méride ou individu en plastides gonidiaux et en plastides somatiques 21
— Dimensions des diverses sortes de plastides du Volvox 22
— Distinction de trois sortes de mérides d'après la différenciation gonidio-somatique 23
— — Méride gonidio-somatique 23
— — Méride exclusivement gonidial 23
— — Méride exclusivement somatique 24
Enumération des diverses sortes de gonidies et des diverses sortes de mérides que l'on rencontre chez le Volvox 25
— Gonidies 26
— Mérides 27
Soma de l'Individu 28
— Nombre des cellules constitutives d'un individu 28
— — Calcul du nombre des cellules 28
— — Variabilité du nombre des cellules 29
— — Nombre des cellules de l'individu chez le Volvox globator. 29
— — Nombre des cellules de l'individu chez le Volvox aureus .. 29
— Cellule somatique 30
— — — Différenciations cellulaires dans le soma 30
— — Enveloppes cellulaires 31
— — — Enveloppes cellulaires chez les Végétaux supérieurs .. 31
— — — — Cellulose 31
— — — Enveloppes cellulaires chez les Algues 32
— — — Enveloppe du Flagellate 32
— — — Enveloppe cellulaire chez le Volvox 32
— — — — Partie distale de l'enveloppe 33
— — — — Partie latérale de l'enveloppe 33
— — — — Partie radiale de l'enveloppe 33
— — — — Cuticule de l'enveloppe cellulaire 34
— — — — Nature de la cuticule 36
— — — — Aréolation polygonale de la surface de l'individu 38
— — — — Gelée obturatrice du phialopore 38
— — Plastide somatique 40
— — — Forme du plastide somatique 40
— — — Dimensions du plastide somatique 40
— — — Constitution du plastide somatique 42
— — — — Ectoplasme 42
— — — — Endoplasme 42
— — — — Noyau 42
— — — — Chlorophylloplaste 42
— — — — — Chlorophylloplaste du Volvox globator 44
— — — — — Chlorophylloplaste du Volvox aureus 44
— — — — Flagellums 46
— — — — Stigma 46
— — — — Plasmonèmes 48
— — — — — Plasmonèmes du Volvox globator 48
— — — — — — Cribellum du plasmonème 49
— — — — — Plasmonèmes du Volvox aureus 49
— — — — — — Nombre des plasmonèmes chez le Volvox aureus 50
— — — — — Plasmonèmes périgonidiaux 51

Pages

— — — — — Mode de formation des plasmonèmes..... 52
— — — — Vacuoles pulsatiles..... 52
— — — — — Volvox globator..... 52
— — — — — Volvox aureus..... 53
— — — Organes..... 53
— — — — Plasmorganes..... 53
— — — — Organes simples..... 53
— — — — Organes composés..... 53
— — — Ebauche d'organes simples chez le Volvox..... 54
Gonidium de l'individu..... 54
— — — Non-existence d'individus exclusivement somatiques. 55
— — — Minimum et maximum de l'importance relative du gonidium..... 55
— — Différenciation du gonidium en cladogonidium et gamétogonidium..... 56
— — — Cladogonidium..... 56
— — — Gamétogonidium..... 57
— — — — Androgonidium et gynogonidium..... 57
— — Précocité de la différenciation des gonidies..... 58
— — — — Volvox globator..... 58
— — — — Volvox aureus..... 58
— — Ressemblance initiale du plastide gonidial avec un plastide somatique..... 58
— — Localisation des gonidies..... 59
— — Variabilité de la composition du gonidium de l'individu... 60
— Cladogonidium du Volvox..... 61
— — Différenciation des cladogonidies..... 61
— — — Etat des cladogonidies au moment où les plastides somatiques commencent à s'écarter les uns des autres..... 61
— — — Cladogonidie mature prête à se diviser..... 62
— — — Dimensions des cladogonidies..... 62
— — — Nombre des cladogonidies chez l'individu asexué..... 62
— — — Localisation des cladogonidies et des bourgeons..... 62
— — — Membrane de la cladogonidie..... 63
— — Développement de la cladogonidie en bourgeon..... 63
— — — Premiers stades du développement du bourgeon..... 63
— — — — Division des noyaux..... 63
— — — — Doublement du nombre des vacuoles..... 64
— — — — Ectoplasme des jeunes plastides..... 64
— — — — Liaison des plastides entre eux..... 64
— — — — Stade de deux plastides..... 64
— — — — Stade de quatre plastides..... 64
— — — — Stade de huit plastides..... 65
— — — — Stade de seize plastides..... 67
— — — Phialula..... 67
— — — — Accroissement de la phialula..... 67
— — — — Achèvement des bipartitions..... 68
— — — — — Apparition des flagellums..... 68
— — — — — Différenciation gonidio-somatique..... 68
— — — — — Formation de l'enveloppe cellulaire des plastides..... 69

Pages

— — — — — Allongement des plasmonèmes 69
— — — — — Apparition des stigmas 70
— — — — — Inégalité de la vitesse de développement des bourgeons d'un même individu 70
— — — — — Ressemblance de l'ontogénèse du bourgeon et de l'ontogénèse de l'embryon 70
— — — — Jeune individu prêt à se libérer 71
— — — — — Volvox globator 71
— — — — — Volvox aureus 71
— — — — — — Degré de développement du gonidium du jeune individu prêt à se libérer chez le Volvox aureus 72
— — — — — — Emboîtement de trois mérides ou individus successifs 73
— — — — Libération du jeune individu 73
— — — — — Volvox globator 73
— — — — — Volvox aureus 74
— — — Durée du développement du bourgeon chez le Volvox aureus 75
— — — Absence de divisions plastidiennes dans le soma du jeune individu après sa libération 76
— Gamétogonidium du Volvox 77
— — Androgonidium 77
— — — Androgonidie 77
— — — — Assimilation du méride formé par l'androgonidie à une colonie de Flagellates 78
— — — — Spermatozoïde du Volvox 78
— — — Androgonidium du Volvox globator 79
— — — — Androgonidie du Volvox globator 79
— — — — Développement de l'androgonidie du Volvox globator 79
— — — — Méride colonial spermien du Volvox globator 80
— — — — Dissociation du méride colonial spermien chez le Volvox globator 81
— — — — Spermatozoïde du Volvox globator 82
— — — Androgonidium du Volvox aureus 84
— — — — Androgonodie du Volvox aureus 84
— — — — Développement de l'androgonidie du Volvox aureus 84
— — — — Méride colonial spermien du Volvox aureus 86
— — — — — Méride tabulaire 86
— — — — — Méride sphérique 88
— — — — Libération et dissociation des colonies de spermatozoïdes chez le Volvox aureus 89
— — — — Spermatozoïde du Volvox aureus 89
— — — — — Stigma de l'androgonidie et stigma du spermatozoïde du Volvox aureus 90
— — Gynogonidium 91
— — — Gynogonidie 91
— — — Gynogamète ou oosphère 91
— — — — — Oosphère du Volvox globator 91
— — — — — Oosphère du Volvox aureus 91

Pages

— — — — Développement parthénogénétique exceptionnel de l'oosphère 92
— — — — Valeur comparée de la cladogonidie et de la gynogonidie 93
— — — Gamie 94
— — — — Croisement des gamètes provenant des individus hermaphrodites 95
— — — — — Protérandrie 95
— — — — — Protérogynie 95
— — — — Pénétration des spermatozoïdes dans les individus gynogonidigènes chez le Volvox aureus 96
— — — — Antogamie éventuelle chez le Volvox globator.. 96
— — — — Œuf 97
— — — — — Enkystement de l'œuf 98
— — — — — Enveloppes kystiques de l'œuf chez le Volvox globator 98
— — — — — Enveloppes kystiques de l'œuf du Volvox aureus 99
Holobionte, holophyte, holozoïte 100
— Orthobionte, ortophyte, orthozoïte 101
— — Orthophyte du Volvox 101
— Division de l'orthophyte en sporophyte et gamétophyte 101
— — Non-division de l'orthophyte du Volvox en sporophyte et gamétophyte 102
— Holophyte du Volvox 102
— — Méride initial de l'holophyte 103
— — — Œuf 103
— — — — Repos hivernal de l'œuf fécondé 103
— — — — Résistance de l'œuf à la dessication 104
— — — — Développement de l'œuf 104
— — — — Méride formé par l'œuf 104
— — Mérides intercalaires asexués 104
— — Mérides subterminaux sexués 105
— — Mérides terminaux sexués 105
— — — Mérides terminaux mâles 105
— — — Mérides terminaux femelles 106
— — — Mérides terminaux hermaphrodites 106
— — Clôture de l'holophyte 106
— — Ensemble supposé non dissocié des mérides constitutifs de l'holophyte du Volvox 106
— — — Nombre des mérides ou individus constitutifs de l'holophyte du Volvox 107
— — Cycle annuel 107
— — — Période de repos de l'œuf enkysté 107
— — — Période d'activité ontogénétique 108
— — — — Variabilité de la composition du gonidium suivant les époques et les localités 108
— — — — Variabilité de la composition du gonidium au même moment dans une même peuplade 108
— — — — Période de multiplication exclusivement cladogonidiale 109
— — — — Apparition des individus sexués ou gamétogonidiaux 109

Pages

— — — — — Epoque de présence d'individus sexués.... 109
— — — — — — Volvox globator.... 109
— — — — — — Volvox aureus..... 109
— — — — — — — Individus producteurs de gynogonidies. 109
— — — — — — — Individus producteurs d'androgonidies..... 109
— — — — — — Irrégularité des époques d'apparition des individus sexués..... 110
— — — — — — Pullulation des individus asexués dans le cas d'apparition tardive des individus sexués..... . 110
— — — — — — Maxima momentanés d'activité sexuelle et réduction conséquente de la densité de la population..... 111
— — — — — Epoque d'extinction des peuplades... . .. 112
— — Examen des diverses catégories de mérides ou individus qui se rencontrent dans l'holophyte du Volvox 112
— — — Tableau des diverses catégories de mérides ou individus qui peuvent se présenter dans l'holophyte du Volvox..... 113
— — — Individu initial..... 114
— — — Individus intercalaires. 114
— — — — Individus intercalaires asexués..... 116
— — — — — Volvox globator..... 116
— — — — — Volvox aureus..... 116
— — — — Individus intercalaires sexués..... ... 116
— — — — — Individus intercalaires mâles 118
— — — — — Individus intercalaires femelles 118
— — — Individus subterminaux..... 118
— — — — Individus subterminaux asexués..... . 118
— — — — Individus subterminaux sexués..... 120
— — — — — Individus subterminaux mâles. 120
— — — — — — Individus subterminaux mâles, à prépondérance cladogonidienne, chez le Volvox aureus..... 121
— — — — — — Individus subterminaux mâles, à prépondérance androgonidienne, chez le Volvox aureus.. 121
— — — — — Individus subterminaux femelles chez le Volvox aureus. 122
— — — — — Individus subterminaux hermaphrodites ... 123
— — — — — — Volvox globator..... 123
— — — — — — Volvox aureus. 123
— — — — Individus terminaux..... 124
— — — — — Individus terminaux mâles... 124
— — — — — — Volvox globator.... 124
— — — — — — Volvox aureus..... 124
— — — — — — — Individu terminal mâle endosphérosirien 125
— — — — — — — Individu terminal mâle sphérosirien 126

Pages

— — — — — — — — Forme tabulaire ou sphérique des colonies spermiennes 127
— — — — — Individus terminaux femelles 128
— — — — — Individus terminaux hermaphrodites 128
— — — — — — Individus terminaux hermaphrodites protérandriques..... 129
— — — — — — Individus terminaux hermaphrodites protérogyniques 129
— — — — — — Individus terminaux hermaphrodites éventuellement autogames..... 129
— — — Nombre des gonidies composant le gonidium d'un individu 130
— — — — Volvox globator..... 130
— — — — — Nombre de cladogonidies chez l'individu asexué du Volvox globator 130
— — — — — Nombre d'androgonidies et de gynogonidies chez l'individu terminal hermaphrodite du Volvox globator..... 130
— — — — Volvox aureus..... 131
— — — — — Nombre de cladogonidies chez l'individu asexué du Volvox aureus..... 131
— — — — — Nombre d'androgonidies chez le Volvox aureus..... 131
— — — — — — Individu clado-androgonidien 131
— — — — — — Individu mâle du type sphérosirien.. 131
— — — — — — Individu mâle du type endosphérosirien 132
— — — — — Nombre de gynogonidies chez le Volvox aureus..... 132

Physiologie..... 132
Mouvements de l'individu..... 132
— Mouvement de rotation..... 133
— Mouvement de translation 133
— Coordination des mouvements des flagellums..... 134
Phototactisme..... 134
— Action de la lumière diffuse..... 135
— Action de la lumière solaire directe 135
Alimentation..... 135
— Nourrissement des gonidies par la voie des plasmonèmes 136
Epuisement des plastides somatiques..... 138
Mort des individus..... 138
— Individus asexués..... 138
— Individus mâles 138
— Individus femelles..... 139
Rapports du soma et du gonidium 139

Bibliographie..... 141
Liste des fascicules précédemment parus..... 141
Liste des auteurs cités..... 143

Limoges. — Imp. Ducourtieux et Gout, 7, rue des Arènes